ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 88

3

МАРТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

УДК 581.526.53(517.3)

© П. Д. Гунин,[1] Н. Н. Слемнев,[2] Ш. Цоож[3]

СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ-ДОМИНАНТОВ В ЭКОСИСТЕМАХ ПУСТЫННОЙ ЗОНЫ МОНГОЛИИ: ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ПОДРОСТА

P. D. GUNIN, N. N. SLEMNEV, SH. TSOOG. SEED REGENERATION OF DOMINANT PLANTS IN ECOSYSTEMS OF THE DESERT ZONE OF MONGOLIA: DYNAMICS OF UNDERGROWTH POPULATIONS

[1] Институт экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
109017 Москва, ул. Пятницкая, 47, стр. 3
Факс (095) 953-42-47
E-mail: pgunin@online.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
[3] Институт ботаники АН Монголии
210351 Улан-Батор, пр. Жукова, 77
E-mail: saraan@mongol.net
Поступила 25.06.2002

Впервые за многие десятилетия в экосистемах пустынной зоны Монголии зарегистрировано массовое семенное возобновление растений-доминантов. Оно стало возможным благодаря проникновению на юго-запад страны тропического муссона. Наибольший интерес представляет возобновление саксаула зайсанского и ильинии Регеля на плакорах (галечниково-щебнистых) в полосе крайнеаридных пустынь. Ранее эти элементы мезорельефа были лишены поселений высших растений. В работе проведен причинно-следственный анализ динамики становления ценопопуляций 9-летнего подроста саксаула и ильинии на участках с бороздованием. Особое внимание уделено выяснению длительности периода между климатическими аномалиями, способствующими регенерации растительных сообществ. В результате всестороннего ретроспективного поиска установлено, что продолжительность периода между возобновительными циклами составляет более 50 лет. Обсуждена проблема эволюции крайнеаридных саксауловых пустынь.
Ключевые слова: семенное возобновление, растения-доминанты, подрост, крайнеаридные пустыни, Монголия.

Естественное семенное возобновление растений является непременным условием устойчивого развития фитоценотического блока и гомеостаза энергомассообмена в любой экосистеме. На протяжении более чем полувековой истории ботанико-географических и фитоценотических исследований в Монголии, включая и работы (Советско-) Российско-Монгольской биологической экспедиции, о закономерностях возобновительного процесса в пустынной зоне страны до настоящего времени практически ничего не было известно. Больше того, один из лучших знатоков природы и растительности Монголии А. А. Юнатов (1974) считал, что в вековой динамике функционирования коренных фитоценозов в пустынностепной зоне семенное возобновление многолетних трав и полудревесных видов не играет существенной роли, а размножение растений осуществляется преимущественно вегетативным путем.

Семенное возобновление растений-доминантов разной интенсивности в отдельных экосистемах Заалтайской Гоби зарегистрировано нами в 1993 г. Оно стало возможным после выпадения 15 марта этого года аномального количества осадков за счет проникновения на юго-запад Монголии тропического муссона (Слемнев, Гунин, 2000). Так, по данным метеостанции Эхийн-Гол, в Заалтайской Гоби суточная сумма осадков в виде моросящего дождя и мокрого снега составила 45 мм или почти

полторы (!) среднегодовой нормы за 19 лет наблюдений с 1974 по 1992 г. (В анналах Гидрометцентра Монголии подобная климатическая аномалия никогда ранее не регистрировалась). В результате благоприятного сочетания низкой интенсивности осадков, выпавших на достаточно прогретую почву, умеренных температур и слабой испаряемости влага не только проникла в глубокие горизонты почвы (до 1.5 м), но и ее поверхностные слои долго оставались влажными. Все это способствовало энергичному прорастанию семян и укоренению всходов растений.

Массовое возобновление видов-доминантов в 1993 г. произошло в тех регионах Гоби, где 15 марта выпало более 40 мм осадков. В межгорной долине между Монгольским Алтаем и хр. Эдрэнгийн в остепненной ковыльково-баглуровой пустыне в августе насчитывалось 380 и 830 тыс./га всходов *Anabasis brevifolia* C. A. Mey. и *Stipa glareosa* P. Smirn., что соответственно в 6.5 и 45 раз больше численности взрослых особей видов. На южных бэлях хребтов Эдрэнгийн и Манхан в саксаульниках настоящих пустынь в разных экотопах на плакорах количество однолетнего подроста саксаула зайсанского *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge варьировало от 53 до 194 тыс. экз./га, которое превысило численность взрослых растений (зеленых, покоящихся, мертвых) в 150—780 раз (Слемнев и др., 1994).

Однако наиболее уникальным природным явлением было возобновление ильинии Регеля *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. и саксаула в экосистемах крайнеаридных пустынь Заалтайской Гоби, особенно саксаула на межсайровых водоразделах. Ранее на протяжении нескольких десятков лет эти элементы мезорельефа были лишены поселений высших растений. В нашей работе (Слемнев и др., 1997), по материалам таксации подроста, в этих экосистемах в 1994 и 1995 гг. рассмотрены все возможные причинно-следственные аспекты разнообразия возобновительного процесса у обоих видов в естественных и экспериментальных (в опытах с бороздованием на чистых плакорах) вариантах. В последующие годы в эталонных фитоценозах ильиниевой и в сайровых комплексах эфедрово-саксауловой пустыни хорошо развитые особи подроста ильинии и саксаула по своим размерам превзошли отставшие в росте взрослые особи предыдущих генераций и уже не подлежали учету, так как не были замаркированы. Поэтому наблюдения над жизнедеятельностью подроста продолжали только на участках с бороздами и на плакорах эфедрово-саксауловой пустыни. Настоящее сообщение посвящено анализу динамики становления ценопопуляций подроста и обсуждению проблемы исторического развития крайнеаридных саксауловых пустынь.

Материал и методика

В эфедрово-саксауловой и ильиниевой крайнеаридных пустынях учет численности и линейных размеров (высота, максимальный и минимальный диаметры кроны) подроста саксаула и ильинии проводили в 1996, 1997, 2000 и 2001 гг. в обоих вариантах бороздования (с отвалом борозды на запад и на восток) на всех элементах опытных площадей (5 борозд и отвалов, 4 буферные полосы). В 2000 и 2001 гг., кроме зеленых, учитывали также и сухие (покоящиеся) особи. В 2000 г. на одном из крупных плакоров в эфедрово-саксауловой пустыне считали количество подроста саксаула на трех параллельных трансектах (100 × 1 м), заложенных через 20 м. Для определения глубины и характера распространения корней, а также отношения их массы к массе надземной части, в 1996 г. на плакоре раскопано по одной особи 4-летнего подроста саксаула (высота — 50 см, средний диаметр кроны — 48 см) и ильинии (высота — 17 см, средний диаметр кроны — 28 см). Размеры подроста дополнительно характеризовали такими показателями, как площадь проекции кроны (S), приравненной к кругу, и объем особи (V) — произведение S на высоту. Проективное покрытие каждой популяции подроста рассчитывали как произведение S средней особи на их численность. Надземную фитомассу средних особей саксаула в вариантах определяли по уравнению: $y = 2.972x$, где y — сухая фитомасса, кг; x —

объем особи, м^3 (Слемнев и др., 1997). Эту же модель использовали и для расчета сухой надземной фитомассы средних моделей подроста ильинии (правомочность использования модели будет обоснована далее в тексте).

Образцы на влажность почвы в шурфах глубиной до 1.6 м в обоих типах пустынь брали в 1996 и 1997 гг. в западном варианте бороздования на буферной полосе и в борозде. В 2001 г. влажность почвы до 1 м определяли только в эфедрово-саксауловой пустыне на буферной полосе того же варианта.

Результаты исследований

Динамика численности и приживаемости подроста саксаула в вариантах бороздования и на элементах микрорельефа имела сходный характер. Скорость отпада особей была наибольшей в период с 1993 по 1995 г. (рис. 1, *Аа, Ба*). Далее численность подроста оставалась более или менее постоянной до 2001 г. Тем не менее следует обратить внимание на увеличение численности особей на 10 % в бороздах западного варианта и на 5 % на отвалах и буферных полосах восточного варианта в 1997 г. по отношению к 1996 г. (рис. 1, *Ба*). Подобное увеличение только на год раньше наблюдалось и в ильиниевой пустыне. По сравнению с 1995 г. на всех элементах западного варианта, а также в бороздах и на буферных полосах восточного варианта подроста ильинии было больше на 3—9 % (рис. 1, *Аб, Бб*). После 1996 г. величины обоих показателей жизненности подроста ильинии продолжали с разной интенсивностью уменьшаться.

По данным последнего учета в 2001 г., численность подроста саксаула на опытных площадях в разной степени уменьшалась в направлении: борозда — отвал — буферная полоса. Приживаемость его была также наибольшей в бороздах (рис. 1; табл. 1). В среднем в западном варианте сохранилось подроста в 2.6 раза больше, чем в восточном, тогда как средняя приживаемость на участках примерно одинакова. Количество покоящихся особей на отвалах и буферных полосах обоих вариантов составляло 16—18 % от общего числа зеленых и сухих особей, в бороздах последних было намного меньше.

Среди сухих (покоящихся) особей саксаула в 2001 г. нами зарегистрировано также массовое количество мелкого подроста (табл. 1), особенно на отвалах и буферных полосах обоих вариантов (от 33 до 102 % от численности зеленых особей). По своим размерам и развитию подрост был как бы «калиброван», т. е. был одинаковым по высоте и диаметру (не более 6—8 см), с двумя или тремя боковыми побегами, с диаметром корневой шейки не более 5 мм. Очевидно, что по перечисленным параметрам данная популяция не относится к основной генерации возобновления 1993 г. По крайней мере линейные размеры ее особей намного меньше таковых у средних моделей покоящегося 9-летнего подроста (табл. 1). Мы предполагаем, что популяция могла возобновиться осенью 2000 г. после проведения таксации 16 августа. Тогда становятся понятными калиброванные размеры подроста и пребывание его в покоящемся состоянии в 2001 г. Осенью из-за недостатка времени с оптимальным температурным режимом всходы не успели дифференцироваться, а летом 2001 г. они не вегетировали, так как этот год характеризовался острейшей засухой.

На опытных площадях в ильиниевой пустыне в 2001 г. обращает на себя внимание катастрофический отпад подроста ильинии на отвалах и высокая приживаемость в бороздах западного и на буферных полосах восточного вариантов (рис. 1; табл. 2). Количество сохранившегося подроста на элементах микрорельефа значительно варьирует. Однако в среднем в 2001 г. в восточном варианте насчитывалось подроста на 39 % больше, чем в западном, а по приживаемости варианты практически не различались. В сравнении с саксаулом, у подроста ильинии очень высока доля покоящихся особей. По отношению к суммарной численности зеленых и сухих особей в бороздах западного и восточного вариантов она составляет соответственно 20 и 52 %, на отвалах — 39 и 40 %, на буферных полосах — 18 и 15 %.

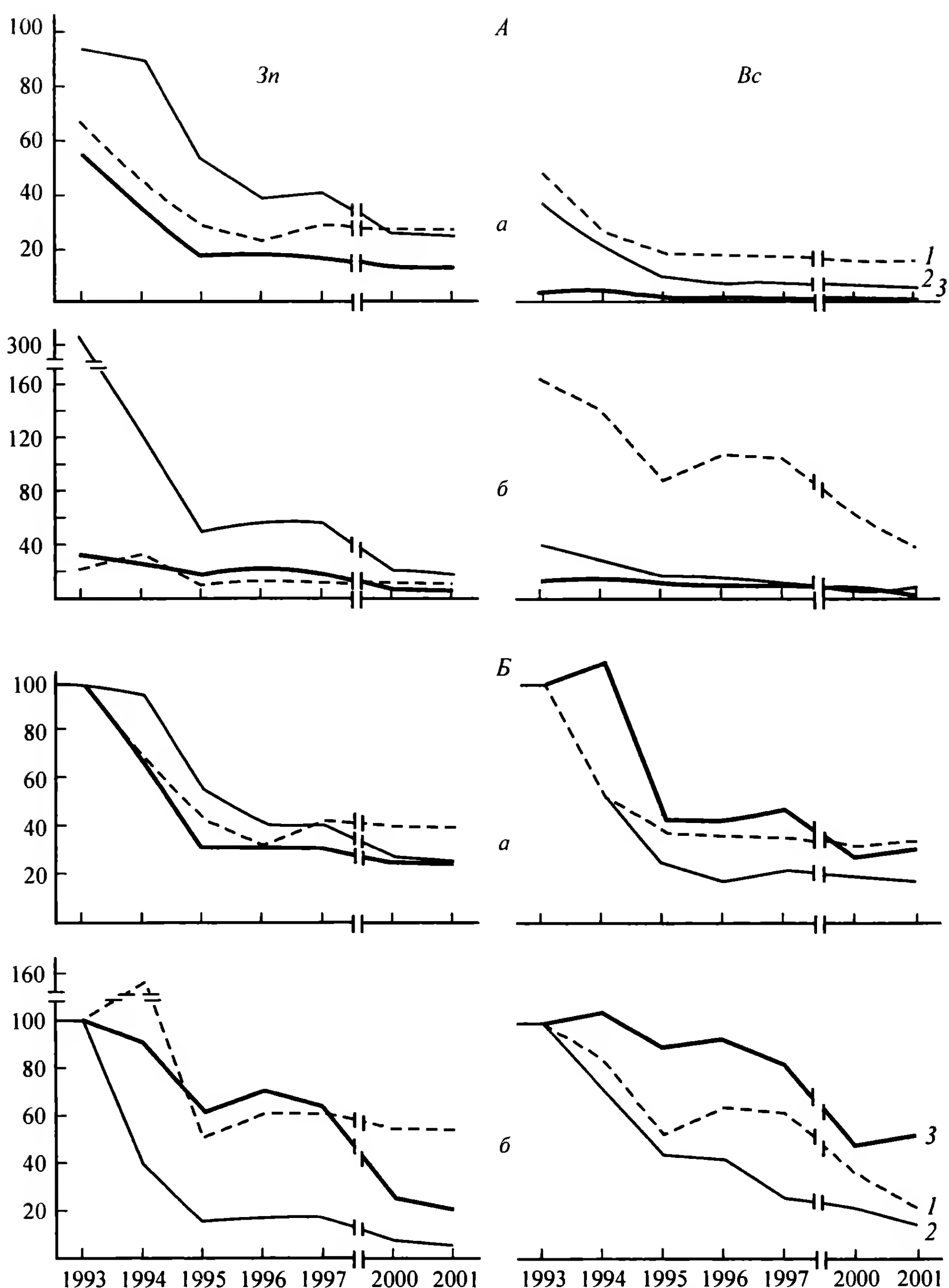


Рис. 1. Динамика численности (*А*) и приживаемости (*Б*) подроста *Haloxylon ammodendron* (С. А. Mey.) Bunge (*а*) и *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. (*б*) на участках с бороздами в эфедрово-саксауловой и ильиниевой пустынях Заалтайской Гоби.

Отвал борозды: *Зп* — на запад, *Вс* — на восток. *1* — борозда, *2* — отвал, *3* — буферная полоса. По осям абсцисс — годы; по осям ординат: на *А* — численность, экз./100 м^2; на *Б* — приживаемость, % от численности в 1993 г.

ТАБЛИЦА 1

Количественная характеристика 9-летнего подроста *Haloxylon ammodendron* в вариантах бороздования в эфедрово-саксауловой крайнеаридной пустыне Заалтайской Гоби (2001 г.)

Элемент микрорельефа	Средняя особь						Популяция				
	число особей	высота, м	диаметр, м	площадь проекции кроны, м^2	объем, м^3	надземная фитомасса, кг	численность, экз./100 м^2	приживаемость, %	надземная фитомасса, кг/га	проективное покрытие, %	однолетний подрост, экз./100 м^2
Отвал борозды на запад											
Борозда	57/5	0.34/0.28	0.36/0.28	0.119/0.067	0.050/0.020	0.149/0.059	27.1/2.4	41/4	404/14	3.20/0.16	1.5
Отвал	80/18	0.37/0.16	0.38/0.15	0.138/0.020	0.064/0.009	0.190/0.026	25.8/5.8	27/6	490/15	3.60/0.12	10.3
Буферная полоса	81/18	0.36/0.14	0.36/0.20	0.118/0.032	0.051/0.005	0.152/0.015	13.5/3.0	25/6	205/4	1.60/0.09	13.8
Отвал борозды на восток											
Борозда	35/1	0.54/0.30	0.51/0.28	0.231/0.062	0.150/0.018	0.446/0.053	16.7/0.5	35/1	745/3	3.80/0.02	0.5
Отвал	22/5	0.41/0.28	0.48/0.18	0.234/0.031	0.130/0.008	0.386/0.024	7.1/1.6	19/4	274/4	1.70/0.12	3.9
Буферная полоса	9/2	0.45/0.18	0.48/0.26	0.185/0.053	0.090/0.011	0.267/0.033	1.5/0.3	33/7	40/1	0.30/0.01	0.5

Примечание. В числителе — зеленые особи, в знаменателе — сухие (покоящиеся) особи.

ТАБЛИЦА 2

Количественная характеристика 9-летнего подроста *Iljinia regelii* в вариантах бороздования в ильиниевой крайнеаридной пустыне Заалтайской Гоби (2001 г.)

Элемент микрорельефа	Средняя особь						Популяция			
	число особей	высота, см	диаметр, см	площадь проекции кроны, см²	объем, см³	надземная фитомасса, г	численность, экз./100 см²	приживаемость, %	надземная фитомасса, кг/га	проективное покрытие, %
Отвал борозды на запад										
Борозда	25/6	7.8/4.2	13.7/7.2	219/48	2976/213	8.8/0.6	11.9/2.9	56/13	10.5/0.2	0.26/0.01
Отвал	59/38	7.7/4.8	14.3/8.1	207/60	2000/326	5.9/1.0	19.0/12.2	6/4	11.2/1.2	0.39/0.07
Буферная полоса	42/9	6.7/3.6	14.1/6.8	234/42	2595/196	7.7/0.6	6.9/1.5	21/4	5.3/0.1	0.16/0.01
Отвал борозды на восток										
Борозда	83/90	7.0/5.2	13.2/11.1	162/130	1429/896	4.2/2.7	39.5/42.8	24/26	16.6/11.6	0.64/0.56
Отвал	18/12	6.0/3.7	10.9/7.1	122/45	1088/170	3.2/0.5	5.8/3.9	15/10	1.9/0.2	0.07/0.02
Буферная полоса	44/8	6.4/3.7	12.4/7.8	170/54	1794/215	5.3/0.6	7.3/1.3	52/9	3.9/0.1	0.12/0.01

Примечание. В числителе — зеленые особи, в знаменателе — сухие (покоящиеся) особи.

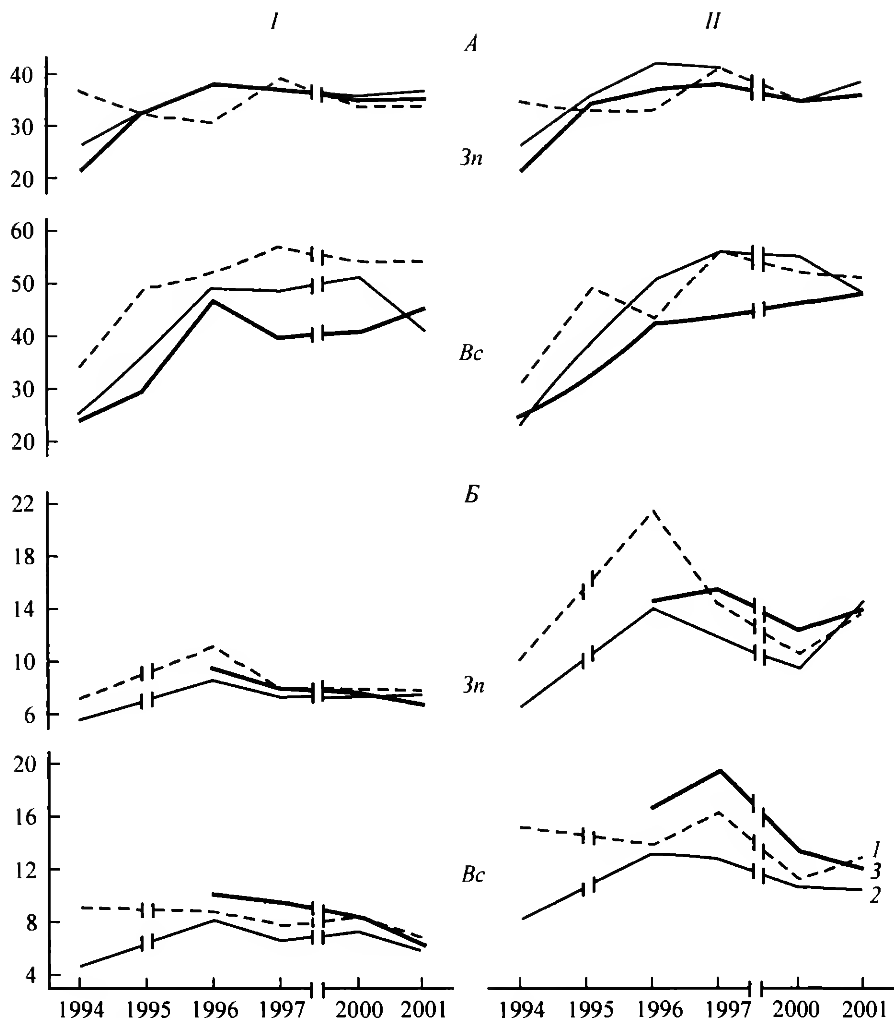


Рис. 2. Динамика высоты (I) и диаметра (II) средней особи подроста *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (*A*) и *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. (*Б*) на участках с бороздами в эфедрово-саксауловой и ильиниевой пустынях Заалтайской Гоби.

Отвал борозды: *Зп* — на запад, *Вс* — на восток. *1* — борозда, *2* — отвал, *3* — буферная полоса. По осям абсцисс — годы; по осям ординат: на I — высота, см; на II — диаметр, см.

В динамике линейных размеров средних особей подроста саксаула в обоих вариантах следует отметить интенсивный прирост по высоте и диаметру только в первые 3 года жизнедеятельности растений (рис. 2, *А*). Далее прирост резко сократился или приобрел отрицательный знак, и к последнему учету размеры особей были в основном меньше, чем в 1996—1997 гг. В 2001 г. в западном варианте на всех элементах микрорельефа средние особи были практически одинаковыми по высоте и диаметру и изменялись в пределах 0.34—0.38 м (табл. 1). В восточном варианте величины этих показателей также мало различались на элементах, но пределы варьирования были несколько шире — от 0.41 до 0.54 м. В среднем в первом из вариантов высота и диаметр модельных особей были в 1.3 раза меньше, чем во втором.

У подроста ильинии погодичные изменения высоты и диаметра средних особей сходны с таковыми у саксаула, но имеют более выраженную форму (рис. 2, *Б*). На обоих участках происходили постепенное снижение высоты с 1996 по 2001 г. и резкое

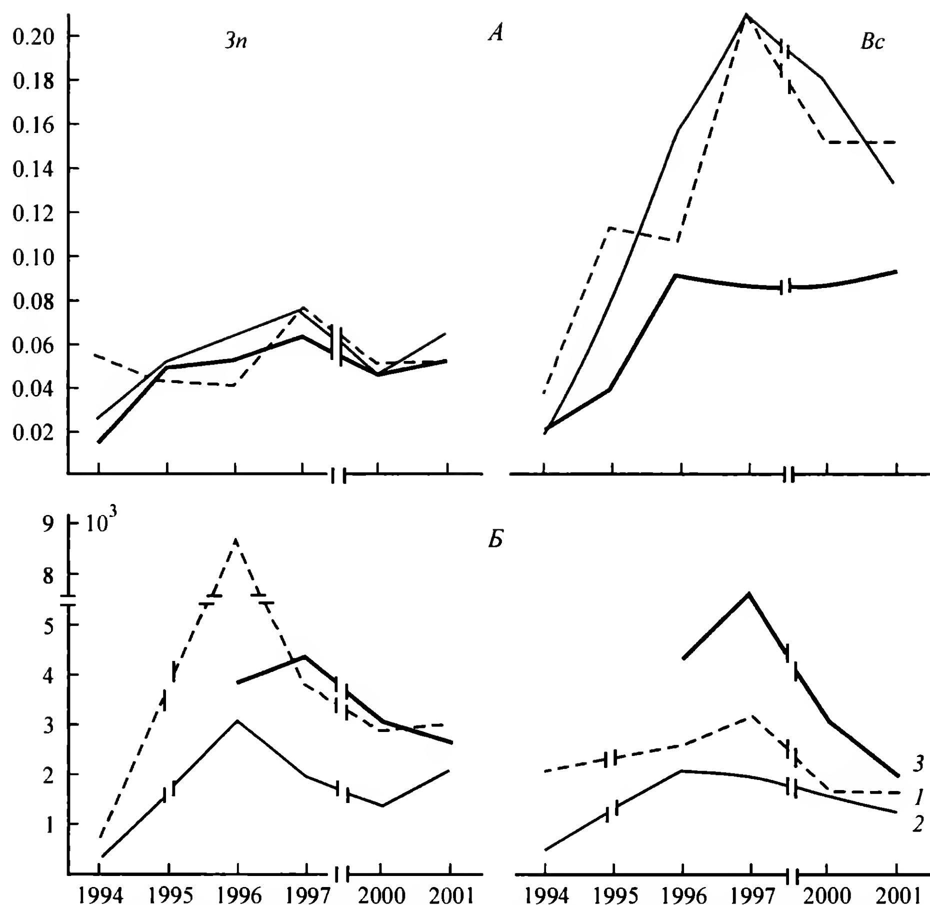


Рис. 3. Динамика объема средней особи *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (*А*) и *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. (*Б*) на участках с бороздами в эфедрово-саксауловой и ильиниевой пустынях Заалтайской Гоби.

Отвал борозды: *Зп* — на запад, *Вс* — на восток. *1* — борозда, *2* — отвал, *3* — буферная полоса. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — объем: на *А* — $м^3$, на *Б* — $см^3$.

уменьшение диаметра к 2000 г. По сравнению с последним, в 2001 г. диаметр средних особей на всех элементах западного варианта и в бороздах восточного увеличился на 15—50 %, но не достиг максимальных значений, зарегистрированных в 1996 или 1997 гг. В среднем по участкам в 2001 г. высота и диаметр подроста ильинии в западном варианте были на 15 % больше, чем в восточном (табл. 2), а отношение диаметра к высоте не различалось и было равно 1.9.

На рис. 2 видно, что у саксаула и ильинии на каждом элементе опытных участков характер погодичной динамики высоты и диаметра не совпадает. Это усложняет причинно-следственный анализ роста растений в зависимости от факторов внешней среды. В этом аспекте более информативным показателем является объем особи, объединяющий оба линейных размера и площадь проекции кроны.

Судя по динамике объема средних особей, максимальных размеров подрост саксаула на опытных площадях достиг в 1997 г. и на год раньше только на буферных полосах восточного варианта (рис. 3, *А*). Заметим, что на них, а также на буферных полосах западного варианта в 2001 г. размеры подроста в разной степени увеличились в сравнении с предыдущим годом. В 2001 г. на элементах микрорельефа западного варианта различия в объеме средней особи составили 25 % (табл. 1). В восточном

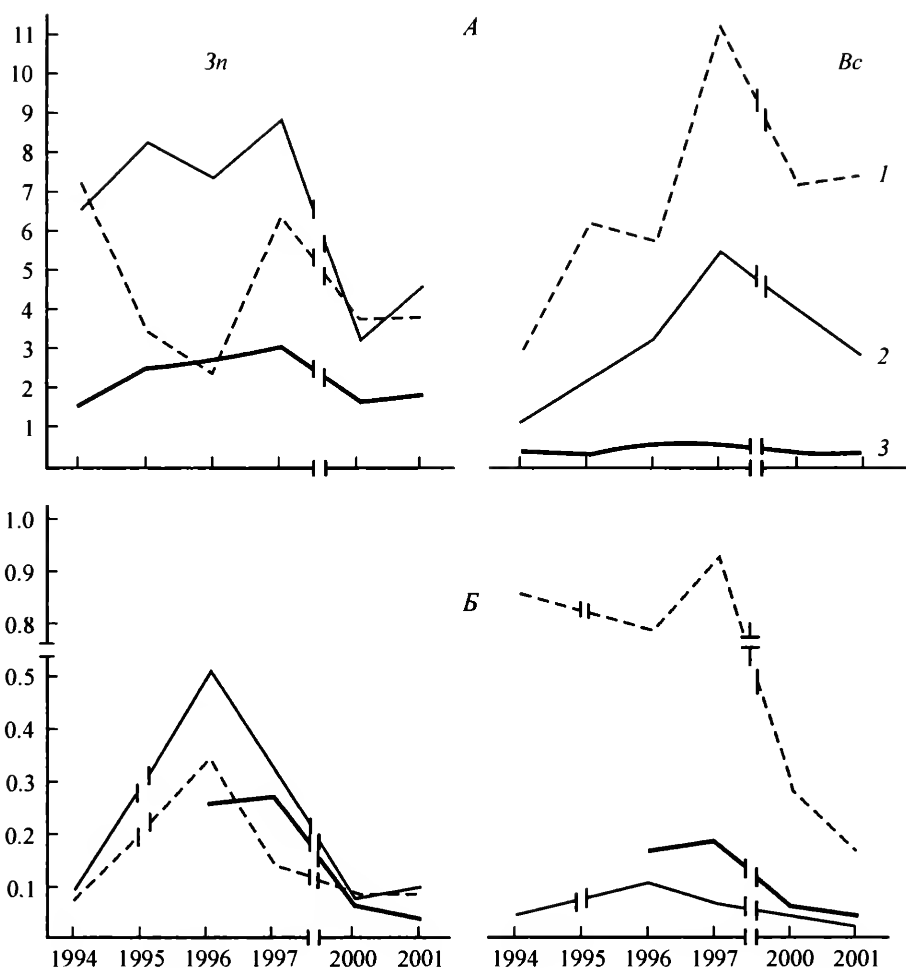


Рис. 4. Динамика надземной фитомассы подроста *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge (*A*) и *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. (*Б*) на участках с бороздами в эфедрово-саксауловой и ильиниевой пустынях Заалтайской Гоби.

Отвал борозды: *Зп* — на запад, *Вс* — на восток. *1* — борозда, *2* — отвал, *3* — буферная полоса. По осям абсцисс — годы; по осям ординат — фитомасса, ц/га.

варианте размеры подроста были более дифференцированы. Самые крупные особи обитали в борозде. На отвалах и буферных полосах они были соответственно на 15 и 67 % меньше. В целом подрост этого варианта в 2.2 раза крупнее такового с западного участка.

У подроста ильинии в обоих вариантах объем средней особи на одних элементах был максимальным в 1996 г., на других — в 1997 г. (рис. 3, *Б*). В 2001 г. в западном варианте величина показателя была наибольшей в бороздах, в восточном — на буферных полосах и наименьшей — на отвалах (табл. 2). В среднем в первом из них размеры подроста были в 1.8 раза больше, чем во втором.

Продуктивность надземной фитомассы относится к системной характеристике жизненности ценопопуляций растений. Она интегрирует в себе, с одной стороны, способность совокупности особей реализовать потенциальные возможности роста и развития, и с другой — устойчивость популяции к стрессовому градиенту главнейших экологических факторов. В отношении подроста устойчивость определяется его приживаемостью.

В методическом разделе работы указано, что у средних моделей саксаула надземную фитомассу рассчитывали по уравнению ее связи с объемом особей. По этому же уравнению мы пересчитали массу надземной части раскопанной модели ильинии, которая весила 27.6 г, а также фитомассу надземной части ильинии на плакоре ключевого участка в ильиниевой пустыне, по данным учета в 1978 г., составлявшую 7 кг/га (Казанцева, Даважамц, 1988). По уравнению в первом случае получена величина 31 г, во втором — 7.7 кг/га. Таким образом, уравнение дало завышенные результаты соответственно на 12 и 10 %, что вполне допустимо в сравнительных целях.

В погодичной динамике надземной фитомассы подроста саксаула и ильинии максимальные значения показателя в большинстве случаев хорошо выражены (рис. 4) и по срокам они совпадают с максимумами объема средних особей (рис. 3). К моменту последнего учета в 2001 г. реальная продукция фитомассы подроста в разной степени снизилась. У саксаула в западном варианте она составила 58 (54—64 %) от максимальной и 63 (51—73 %) в восточном. Продукция подроста ильинии соответственно вариантам упала до 24 (19—30 %) и до 19 (18—21 %) на разных элементах микрорельефа.

В 2001 г. продуктивность популяций саксаула варьировала от 205 до 490 кг/га на западном участке и от 40 до 745 кг/га на восточном (табл. 1). Однако средняя величина надземной фитомассы на опытных участках не различалась — 366 кг/га на первом из них и 353 кг/га на втором. Доля сухих особей в общей продукции популяций саксаула ничтожно мала — от 0.4 до 3 %.

Диапазон различий по надземной фитомассе у популяций подроста ильинии, как и у саксаула, в 2001 г. также достаточно велик — от 1.9 до 16.6 кг/га (табл. 2). В западном варианте на элементах: борозда — отвал — буферная полоса величины показателя соотносятся как 94 : 100 : 47 %, а в восточном как 100 : 11 : 23 %. В среднем фитомасса соответственно вариантам составляла 9 и 7.5 кг/га. Доля сухих особей от валовой продукции в западном варианте растет от 2 % в бороздах и на буферных полосах до 10 % на отвалах. В восточном варианте эта доля намного выше только в бороздах (41 %).

В отношении проективного покрытия популяций обоих видов следует отметить, что все особенности его варьирования в динамике и в 2001 г. аналогичны таковым для надземной фитомассы (табл. 1, 2).

Обсуждение результатов

На первый взгляд, увеличение численности подроста ильинии в 1996 г. и саксаула в 1997 г. по отношению соответственно к 1995 и 1996 гг. кажется несущественным. Однако оно имеет принципиальное значение с позиций происхождения дополнительного количества подроста и выявления закономерностей его приживаемости в связи с факторами внешней среды. Чтобы разобраться с этими аспектами рассмотрим динамику выпадения осадков по данным метеостанции Эхийн-Гол, в окрестностях которой расположены опытные участки, и влажность их почв.

Как было показано выше, самая большая скорость снижения численности подроста саксаула и ильинии была на третий год жизни в 1995 г. (рис. 1). В 1994 г. влажность почвы под саксаулом и ильинией оставалась достаточно высокой (табл. 3). Резкое снижение численности обоих видов осенью 1995 г. явилось результатом истощения запасов влаги в верхних горизонтах почвы из-за острой весенне-летней засухи в этом году (табл. 4) и отпада слаборазвитых особей. Поздним летом 1995 г. (август—сентябрь) в районе исследований выпало 117.1 мм осадков, что в 2.5 раза больше среднегодовой нормы (47 мм) за 28 лет работы метеостанции. В итоге влажность почвы в борозде под подростом саксаула в сравнении с 1994 г. возросла в 1.8 раза, под ильинией — в 2.2 раза (табл. 3). В следующем 1996 г. ильиния отреагировала на дополнительное увлажнение увеличением численности подроста, в

ТАБЛИЦА 3

Влажность почвы (%) на элементах участков с бороздами в пустынях Заалтайской Гоби в 1994—2001 гг.

Глубина образца, см	Буферная полоса				Борозда			
	1994	1996	1997	2001	1994	1995	1996	1997
				Эфедрово-саксауловая пустыня				
0—20	1.5	1.7	1.5	2.3				
20—40	1.4	1.5	1.2	1.4	0.8	10.0	1.5	2.0
40—60	2.2	1.3	1.7	2.3	2.6	2.7	2.2	1.4
60—80	4.2	1.0	3.0	2.6	3.8	3.0	1.1	2.6
80—100	3.4	1.5	3.8	3.8	3.2	2.8	1.6	3.0
100—120	2.9	2.4	3.6	—	3.3	3.3	1.2	2.8
120—140	3.0	1.6	3.2	—	3.4	—	2.2	2.7
140—160	1.8	1.6	2.7	—	2.1	—	1.8	2.5
20—100	2.8	1.3	2.4	2.5	2.6	4.6	1.6	2.2
20—160	2.7	1.6	2.7	—	2.7	—	1.7	2.4
				Ильиниевая пустыня				
0—20	1.3	—	1.0	—				
20—40	2.0	—	0.9	—	0.2	8.6	1.0	1.3
40—60	2.2	—	1.1	—	1.4	2.4	1.4	1.0
60—80	2.0	—	1.7	—	2.2	2.0	1.1	1.4
80—100	1.8	—	1.5	—	1.8	1.7	1.0	1.4
100—120	1.4	—	1.0	—	1.9	1.8	0.8	1.0
120—140	1.1	—	1.0	—	1.3	—	0.9	1.0
140—160	1.0	—	1.0	—	1.2	—	0.7	1.1
20—120	1.9	—	1.2	—	1.5	3.3	1.1	1.2
20—160	1.6	—	1.2	—	1.4	—	1.0	1.2

Примечание. «—» — отсутствие данных.

то время как численность саксаула продолжала снижаться либо оставалась на уровне 1995 г., и его реакция проявилась только в 1997 г.

В основе различий в реакции подроста обоих видов лежит строение корневых систем. Ильинии свойственна поверхностная корневая система. Так, у 4-летней мощной особи осевой корень на глубине 15—20 см разветвляется на сеть боковых ортотропных корней, сам же он на глубине 40—45 см развивается в плагиотропном направлении в поверхностных слоях почвы. У саксаула того же возраста развивается вертикальный стержневой корень с боковым ветвлением на глубине не менее 70—80 см. Поэтому, чтобы влага могла достигнуть активного корнеобитаемого горизонта, она должна перераспределиться из верхних слоев почвы в нижние, что происходит чрезвычайно медленно из-за сильной закарбоначенности и заиливания почвогрунтов. Этим и объясняется инерционность реакции саксаула на атмосферное увлажнение и выхода его из покоящегося состояния. Подобная реакция отмечена нами и у взрослых особей вида (Слемнев и др., 1997).

Касаясь вопроса о происхождении дополнительного количества подроста, можно предполагать, что его источником явились сухие особи, которые мы в целом принимали за отпад и не учитывали при таксации до 2000 г. На самом деле многие из них находились в состоянии покоя. Возможность семенного возобновления осенью 1995 г. мы считаем маловероятной (Слемнев и др., 1997). В этом случае реакция на аномальные осадки была бы адекватной у обоих видов и именно в 1996 г., а также более контрастной среди элементов опытных площадей.

С другой стороны, судя по количеству выпавших осадков (табл. 4), еще менее вероятным представляется возобновление саксаула осенью 2000 г. на всех элементах опытных площадей (табл. 1). Тем не менее оно было, и появление всходов опосре-

ТАБЛИЦА 4

Количество осадков (мм) в Заалтайской Гоби (по данным метеостанции Эхийн-Гол)

Год	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Сумма
1993	0.0	0.0	53.0	0.0	10.0	19.0	46.3	34.0	0.0	0.0	2.3	0.0	164.6
1994	0.0	0.0	1.0	2.4	0.0	11.3	25.3	16.3	0.8	3.8	0.0	0.6	61.5
1995	0.0	0.0	0.9	0.0	2.5	2.2	3.8	87.8	29.3	0.0	0.0	0.0	126.5
1996	0.0	0.0	0.0	7.9	0.0	25.2	43.5	4.8	0.0	0.0	0.0	0.0	81.4
1997	0.0	0.0	0.0	0.4	0.8	20.2	11.2	10.7	9.4	0.0	0.4	0.0	53.1
1998	0.9	0.7	12.9	10.5	0.0	2.4	6.8	10.6	0.0	13.0	0.0	0.0	57.8
1999	0.0	0.0	0.0	0.0	7.3	0.3	22.0	4.2	12.0	0.0	0.0	1.0	46.8
2000	0.0	0.1	0.0	1.0	0.0	31.2	0.8	19.3	0.0	0.0	0.0	0.0	52.4
2001	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.3	8.3	0.2	—	—	—	10.5

Примечание. «—» — отсутствие данных.

дованно можно объяснить локальностью выпадения дождей. По данным метеостанции Эхийн-Гол, 5—7 августа 2000 г. выпало 17.2 мм осадков. В эти же дни в поселке в транзитных сайрах наблюдался паводок продолжительностью от 2 до 8 ч (табл. 5). 13 августа паводок длился 6 ч при отсутствии дождя в поселке Эхийн-Гол. Возникновение паводков означает выпадение аномального количества осадков в горах Цагаан-Богдо, на северной оконечности бэля которых простирается крайнеаридная саксауловая пустыня, а также в среднегорьях и сопочниках, примыкающих к ней. При таких обстоятельствах очень высока вероятность выпадения и на пустынных равнинах не только большего количества осадков, чем на ниже по уклону расположенной метеостанции (7 км), но и дополнительного увлажнения за счет возможного поверхностного плащевого стока. Свидетельством значительного пополнения запасов влаги в эдафотопах опытного участка в рассматриваемый период служит высокая влажность нижних горизонтов почвы осенью засушливого 2001 г. (табл. 3, 4). Подтверждением этого является также и увеличение в этом году в сравнении с предыдущим объема средних особей саксаула и, как следствие, продуктивности на некоторых элементах микрорельефа (рис. 3, *А*, 4, *А*).

При анализе динамики численности и приживаемости подроста ильинии мы обращали внимание на большую долю покоящихся особей и на резкое снижение приживаемости в 2000—2001 гг. по сравнению с предыдущими годами (рис. 1, *Б*). Эти факты можно интерпретировать двояко. С одной стороны, кривые приживаемости по своей направленности положительно коррелируют с ходом выпадения осадков с 1996 г. (табл. 4) и их дефицит в последние годы естественно инициировал частичный отпад и уход в покоящееся состояние определенного количества подроста. С другой стороны, в 2000 г. у большинства особей обоих вариантов, а в бороздах и на отвалах в особенности, корневые системы были повреждены грызунами (по-видимому, тушканчиками). Покоящиеся особи, которых в целом на опытном полигоне насчитывалось даже больше, чем в 2001 г., были подрыты все без исключения. Нам представляется, что при такой ситуации по степени влияния на динамику приживаемости

ТАБЛИЦА 5

Количество осадков и продолжительность паводков в августе 2000 г. (по данным метеостанции Эхийн-Гол)

Дата	Осадки, мм	Продолжительность паводка, час
5 VIII	0.3	3
6 VIII	16.4	8
7 VIII	0.5	2
13 VIII	—	6

подроста ильинии зоогенный фактор в 2000—2001 гг. превалировал над климатогенным.

В этой связи также следует отметить, что в 2000 г. у отдельных живых и покоящихся особей подроста саксаула, преимущественно в западном варианте, осевой стволик был срезан полуденной песчанкой.

В основе прямых и косвенных причин различий в динамике ростовых показателей подроста саксаула и ильинии лежит комплекс факторов пространственного строения ценопопуляций, конкурентных отношений и внешней среды. Сходство или различия изменений этих показателей на элементах микрорельефа определяются реакцией растений разного габитуса и разной плотности (численности) на увлажненность экотопов.

У ильинии в ответ на аномальные осадки поздним летом 1995 г. (табл. 4) в следующем 1996 г. дали максимальный годичный прирост по объему исходно мелкие (по данным учета в 1994 г.) особи подроста с неглубокой корневой системой (борозды западного и отвалы обоих вариантов) (рис. 3, *Б*). В остальных случаях более крупные особи отреагировали на влагу на год позже в 1997 г., когда она проникла в зону максимального сосредоточения их корней.

У саксаула в западном варианте, где численность подроста в 2.6 раза выше, чем в восточном, надо полагать выше и степень конкуренции за водный ресурс. Это проявилось в темпах среднегодового прироста объема модельных особей с 1994 по 1997 г. (рис. 3, *А*). В первом варианте его величина варьировала от 0.007 до 0.017 (средняя 0.013) $м^3$/год, а во втором — от 0.036 до 0.064 (средняя 0.052) $м^3$/год. Конкуренцией также можно объяснить и отличающийся от других элементов характер динамики объема средних особей подроста саксаула на восходящих участках кривых в бороздах обоих вариантов. В 1995 г. в них обитало большое количество однолетних солянок — мощных конкурентов за влагу в верхних горизонтах почвы.

При сопоставлении временных изменений объема средних особей и численности подроста саксаула и ильинии (рис. 1, 3) обращает на себя внимание их кардинально разный характер. Тем не менее погодичная динамика надземной фитомассы, являющейся интегральным значением обоих показателей, сходна с таковой для объема средних особей (ср. рис. 3, 4). С другой стороны, у обоих видов растений различия по надземной продукции между элементами микрорельефа в разные годы определяются численностью подроста. В основе неодинаковой исходной численности всходов в 1993 г. лежат, главным образом, особенности эолового переноса и осаждения мелкозема и семян, обусловленные положительными и отрицательными формами микрорельефа, которые на опытных площадях представляет профиль борозд (Слемнев и др., 1994, 1997). В последующие годы иерархические позиции элементов по численности подроста оставались неизменными, чем и можно объяснить отмеченные закономерности.

В проблеме семенного возобновления растений-доминантов и вековой динамики функционирования крайнеаридных пустынь наиболее интересным и до сих пор до конца не выясненным остается вопрос о продолжительности периода между возобновительными циклами. О том, что возобновительный процесс в крайнеаридных пустынях Заалтайской Гоби носит периодический характер, имеется ряд косвенных доказательств. Это прежде всего неоднократные находки до возобновления в 1993 г. полуминерализованных корней саксаула в почвах гаммад рассматриваемой здесь эфедрово-саксауловой пустыни, а также остатки популяций одновозрастного саксаула в виде единичных живых и разного количества мертвых особей на аналогичных местообитаниях в саксаульниках контактной полосы между настоящими и крайнеаридными пустынями (Гунин, 1990; Слемнев, Гунин, 2000).

Для решения поставленного вопроса самым приемлемым путем является анализ многолетней динамики выпадения осадков и поиск климатической ситуации, аналогичной той, которая способствовала возобновлению растений в 1993 г. В окрестностях региона исследований отсутствуют метеостанции с длительными наблюдениями. На метеостанции Эхийн-Гол работы были начаты в 1974 г., т. е. почти одновременно

с закладкой в поселке базы пустынного стационара (1976 г.). С тех пор мы сами непрерывно отслеживали экологическую обстановку на профиле стационара и до 1993 г. положительных климатических аномалий и массового возобновления растений-доминантов не наблюдали.

Единственная метеостанция в гобийской части Монголии, на которой наблюдения ведутся свыше 60 лет, расположена в центре Южно-Гобийского аймака в Даланзадгаде. Из данных табл. 4 можно предполагать, что становление подроста саксаула и ильинии стало возможным благодаря тому, что следующие после возобновления 3—4 года были также аномально влажными. Исходя из этого, с 5-летней частотой была проанализирована динамика осадков на метеостанции Даланзадгад с 1940 по 1989 г. Результаты показали, что самым благоприятным для возобновления растений и закрепления подроста мог быть цикл влажных лет с 1955 по 1959 г. (Слемнев и др., 1994). За эти годы положительная аномалия была 228 мм, или 35 % от средней 5-летней суммы осадков. Если за начало предыдущего влажного цикла принять 1955 г., а текущего — 1993 г., то период массового семенного возобновления ценозообразователей пустынных экосистем Гоби составляет около 40 лет. Однако Даланзадгад удален от Эхийн-Гола на восток-северо-восток почти на 500 км. Кроме того, их разделяют две горные системы — Гобийский Алтай и Гобийский Тянь-Шань. Поэтому, учитывая широкие локальные, региональные и особенно солярно-орографические флуктуации в выпадении осадков (Михайлов и др., 1988), расчетную величину продолжительности периода между возобновительными циклами можно считать ориентировочной.

Ретроспективно экологическую ситуацию непосредственно в районе исследований можно реконструировать по динамике функционирования интразональных экосистем с гидроморфным режимом почвенного увлажнения, допуская при этом тождественность его временных изменений с таковыми в автоморфных условиях. К интразональной экосистеме, смежной с эфедрово-саксауловой и ильиниевой пустынями, относится оазис Эхийн-Гол на тектоническом разломе, окаймляющем северную оконечность бэля хр. Цагаан-Богдо. (Эталонный участок первой из пустынь находится в 7 км выше и южнее, а второй — в 18 км ниже и севернее разлома в водосборной котловине Толи-Булак).

Среди пустынных древесных и полудревесных растений-доминантов изменчивость природных условий в прошлом наиболее объективно отражают виды одноствольных деревьев, формирующих годичные кольца (Lovelius, 1997). Из них в оазисе Эхийн-Гол произрастает тополь разнолистный *Populus diversifolia* Schrenk. На рис. 5 представлена хронограмма годичного радиального прироста древесины ствола тополя из поймы транзитного сайра на юго-западной окраине оазиса, примыкающей к эфедрово-саксауловой пустыне. Динамика прироста имеет пульсирующий волнообразный характер с затухающей амплитудой. В классическом варианте с постоянно оптимальным режимом почвенного увлажнения подобная динамика обычно сопряжена с возрастными изменениями дерева. Однако на графике показан не абсолютный возраст тополя. Спил взят со сломанного ветром здорового ствола на высоте 1.5 м.[1] Возраст оставшегося комля составляет не менее 20 лет и в сумме около 100 лет. Максимальный же возраст тополя в пустынных оазисах превышает 200 лет. Следовательно, в данном варианте временные изменения годичного прироста древесины ствола тополя, несомненно, детерминируются увлажненностью экотопа, регулируемой, по-видимому, колебаниями уровня грунтовых вод. Первая пульсирующая волна взрывного увеличения ширины годичного кольца пришлась на 1932—1933 гг. (8 и 12.5 мм), и с колебаниями от 16 (1939 г.) до 6.2 мм (1942 г.) прирост начал резко уменьшаться с 1946 г.

На основании многократного превышения радиального прироста ствола тополя в 1932—1946 гг. над таковым в предыдущие и последующие годы можно предполагать, что тридцатые-сороковые годы в Заалтайской Гоби были аномально влажными. В любой год этого цикла с благоприятным сочетанием сопутствующих факторов

---

[1] Обработка спила выполнена д. б. н. Н. В. Ловелиусом, за что авторы выражают ему благодарность.

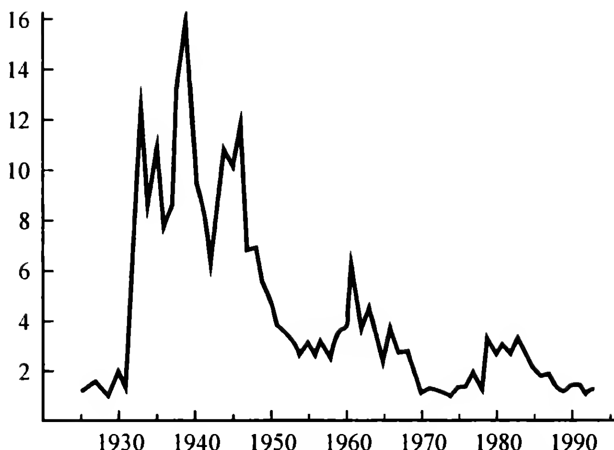


Рис. 5. Динамика годичного радиального прироста древесины ствола *Populus diversifolia* Schrenk. из оазиса Эхийн-Гол в Заалтайской Гоби.

По оси абсцисс — годы; по оси ординат — ширина годичного кольца, мм.

(ранневесенний максимум осадков, низкие положительные температуры и др.) могло произойти массовое семенное возобновление растений-доминантов.

В литературе мы нашли подтверждение такому предположению. В одной из своих работ по пустыням Монголии Е. М. Лавренко (1957) привел описание от 3 июля 1951 г. чистого саксаульника на галечниково-щебнистой равнине (гаммаде) в нижней части северного бэля хребта Цагаан-Богдо у окраины оазиса Эхийн-Гол, т. е. в 5—6 км от нашего эталонного полигона в эфедрово-саксауловой пустыне. На этой равнине в пересчете на га автором учтены 308 живых, 48 сухих (покоящихся) и 116 мертвых экземпляров саксаула; высота их (35)50—100(135) см, диаметр крон больше высоты кустов. Таким образом, исходя из размеров особей, их численности и жизненного состояния, Е. М. Лавренко, вероятно, наблюдал подрост саксаула в фазе его массового отпада в связи с наступлением засушливого цикла в 1950-е годы (рис. 5). О возрасте этой популяции можно получить ориентировочное представление путем сравнения приведенных характеристик подроста с нашими данными. Однако для этого необходимо сделать допущение о сходстве в обеих генерациях исходного количества и условий становления подроста. По линейным размерам в 1951 г. кусты саксаула были примерно в 1.5—2 раза крупнее подроста на буферных полосах опытных участков при его максимальном развитии (рис. 2, *A*). Напротив, общая численность подроста в 1951 г. (472 экз./га) была в 2.5 раза меньше, чем на аналогичных гаммадах в 2000 г. (1170 экз./га).

При сделанном допущении очевидно, что популяция подроста саксаула в 1951 г. была старше современной. На этом основании независимо от того произошло ли возобновление в начале или в конце 1930-х годов мы можем с большей степенью достоверности констатировать, что период массового циклического возобновления саксаула на гаммадах крайнеаридных пустынь превышает 50 лет.

Заключение

Материалы исследований и результаты всестороннего ретроспективного анализа показали, что вековая динамика крайнеаридных саксауловых пустынь, в отличие от других типов пустынных экосистем, характеризуется уникальными особенностями. Этим саксаульникам свойствен циклично-периодический ритм развития. На протяжении периода, превышающего полвека, на плакорах (каменистых гаммадах) в аномально влажные циклы лет возобновляется саксаул. Через неопределенное коли-

чество лет с постепенным нарастанием водного дефицита в экотопах он отмирает и плакоры долгое время остаются свободными от поселений высших растений до следующего аномально влажного цикла (только лишь спорадически в язвах дефляционной эрозии прорастают однолетники).

По аналогичному сценарию развиваются и другие саксаульники на плакорах в автоморфных условиях во всей пустынной зоне Монголии. В качестве примера можно привести саксаульник на профиле пустынного стационара в полосе настоящих пустынь, занимающий сильно расчлененную аридно-денудационную котловину. В 1984 г. на межсайровых водоразделах экосистемы насчитывалось 77 экз./га одновозрастных особей саксаула (Казанцева, 1986). К настоящему времени эта популяция полностью отмерла и исчезла (здесь, по-видимому, не без участия человека), ее место заняли единичные особи подроста возобновления 1993 г., и настоящая пустыня практически трансформировалась в крайнеаридную. На плакорах в полосе настоящих пустынь можно наблюдать различные стадии переживания саксаулом цикла засушливых лет, которые отличаются одна от другой соотношением численности живых и мертвых особей одного возраста. При этом ни в одном случае мы не встречали полностью жизнеспособной популяции к моменту появления подроста или без него. Исключение составляют саксаульники на слабо расчлененных межгорных равнинах, где в составе фитоценозов присутствуют полночленная здоровая одновозрастная популяция с небольшим количеством отпада, крайне редко отдельные особи предыдущей генерации и в массовом количестве молодой подрост. Однако подобные равнины сложены мощными пролювиальными отложениями, нередко опесчанены с поверхности, и эти саксаульники, вероятно, не следует относить к плакорному типу.

В заключение нам представляется, что в связи с новейшими историческими обстоятельствами интерпретация и аргументация выделения крайнеаридных саксауловых экосистем в растительном покрове Гобийских пустынь (Рачковская, 1977) нуждаются в корректировке.

Благодарности

В 2000—2001 гг. работа выполнялась в рамках проекта ЕС Коперникус-2: «Gobi-Desertification» (EC Contrakt Number ICA2-CT-2000-10022).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гунин П. Д. Экология процессов опустынивания аридных экосистем. М., 1990. 354 с.

Казанцева Т. И. Распределение и динамика продуктивности надземной фитомассы // Пустыни Заалтайской Гоби. М., 1986. С. 242—256.

Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Продуктивность фитоценозов степей и пустынь МНР // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино, 1988. С. 242—256.

Лавренко Е. М. Растительность гобийских пустынь Монгольской Народной Республики и ее связь с современными геологическими процессами // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 9. С. 1361—1382.

Михайлов А. Ю., Золотокрылин А. Н., Гунин П. Д. Циркуляционные и орографические факторы летних осадков на юго-западе Монголии // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино. 1988. С. 38—45.

Рачковская Е. И. Крайнеаридные типы пустынь в Заалтайской Гоби // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 99—108.

Слемнев Н. Н., Гунин П. Д. Функционирование пустынных экосистем Гоби в Монголии // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36. Вып. 2. С. 24—43.

Слемнев Н. Н., Гунин П. Д., Казанцева Т. И. К вопросу о естественном семенном возобновлении растений-доминантов в экосистемах пустынной зоны Монголии // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 4. С. 1—15.

Слемнев Н. Н., Гунин П. Д., Казанцева Т. И., Якунин Г. Н., Цоож Ш. Возобновление растений-доминантов в экосистемах пустынной зоны Монголии: приживаемость и жизненность подроста // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 4. С. 117—138.

Юнатов А. А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л., 1974. 132 с.

Lovelius N. V. Dendroindication of natural processes. St. Petersburg, 1977. 320 p.

SUMMARY

For the first time in many decades, massive regeneration of dominant plants from seeds has been registered in ecosystems of the desert zone of Mongolia. This has become possible due to the penetration of the tropical monsoon to the southwest of the country. In this context, the regeneration of *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge and *Iljinia regelii* (Bunge) Korov. on hamadas in extra arid deserts are of the greatest interest. Previously, these types of mesoreliefs were deprived of vascular plants. In the present study, the phenomenon was analysed via investigating the dynamics of cenotic populations of 9-year-old *Haloxylon* and *Iljinia* undergrowth on furrowed plots. Special attention was given to determining the duration of the period between climatic anomalies that promote the regeneration of vegetation. In a retrospective overview, it is concluded that the period between cycles of regeneration of vegetation is longer than 50 years. The problem of evolution of extra arid deserts is discussed.

УДК 633.2/.3.03

© К. А. Куркин

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ КАК ОСНОВА ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОПТИМАЛЬНЫХ СТУПЕНЕЙ ИХ ПАСТБИЩНОЙ ДИГРЕССИИ

K. A. KURKIN. ECOLOGICAL AND GENETICAL CLASSIFICATION OF WATER-MEADOWS OF THE OKA RIVER FLOOD-PLAIN AS A BASE FOR DETERMINATION OF AN OPTIMAL STAGE OF THEIR PASTURE DIGRESSION

Дединовская опытная станция по пойменному луговодству ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.
Поступила 20.06.2002

В эколого-генетической классификации лугов все пастбищные модификации распределены по исходным экологическим типам, а в пределах последних — по ступеням нарастающей пастбищной дигрессии (ПД). Это позволяет выявить для каждого типа оптимальную ступень ПД, характеризуемую максимальным обилием хорошо поедаемых видов при минимуме плохо поедаемых и ядовитых. Среди лугов Окской поймы выявлены экологические типы, оптимум ПД которых приурочен к исходной ступени (без выпаса), к умеренному выпасу, к интенсивному выпасу, а также типы с расширенным оптимумом, охватывающим две ступени ПД. Выявление оптимумов ПД для каждого типа луга — ключ к оптимизации лугопастбищного хозяйства в целом.

Ключевые слова: луга, экологические типы, эколого-генетическая классификация, ступени пастбищной дигрессии (ПД), оптимум, Окская пойма.

Пастбищная дигрессия (ПД) включает все те изменения растительности и почв, которые происходят под воздействием нарастающей интенсивности выпаса. Принято считать, что изменения растительности при этом имеют однозначно регрессивный характер и сводятся к снижению урожайности и видового разнообразия (Миркин, 1984; Миркин и др., 1989; Гродзинский и др., 1991). Между тем изменения состава фитоценозов не сводятся к уменьшению числа видов, а представляют собой процесс смены, при которой исходно доминирующие виды уменьшают свое обилие и при интенсивном выпасе выпадают из фитоценоза. Другие сопутствующие им виды увеличивают свое обилие до той или иной ступени ПД, но далее также выпадающие, а третьи виды при этом внедряются и становятся доминирующими (Weaver, Hansen, 1941; Dyksterhuis, 1946, 1948, 1949 — цит. по: Д. Браун, 1957). Первые виды целесообразно именовать автохтонными, вторые — автохтонно-синантропными, а третьи — собственно синантропными (Куркин, 2000). Однако и этот процесс смен в сущности является однозначно регрессивным процессом синантропизации растительности (Горчаковский, Абрамчук, 1983, 1996).

В отличие от показателей урожайности, числа видов и степени синантропизации фитоценозов, показатели кормовых качеств травостоев по градиенту ПД изменяются явно неоднозначно: они могут либо ухудшаться, либо улучшаться, имея максимум на промежуточных ступенях ПД (Куркин, 2000). Видимо, исходя из этого, Т. А. Работнов (1984) высказал предположение, что для каждого типа луга имеется своя оптимальная интенсивность выпаса. Определению этих хозяйственно наиболее ценных ступеней пастбищной дигрессии Т. А. Работнов придавал огромное значение.

Для решения поставленной Т. А. Работновым задачи необходима такая классификация лугов, в которой все пастбищные модификации были бы распределены по

ступеням ПД соответствующих исходных типов, т. е. эколого-генетическая классификация (Куркин, 2000), в которой типы лугов характеризуются одновременно и составом фитоценозов и параметрами экотопов.

Для пойменных лугов основными параметрами экотопов, определяющими их экологические типы, являются поемность, аллювиальность, увлажнение, гранулометрический профиль почв и их pH (Куркин, 1987, 2001). Под воздействием выпаса они практически не изменяются (за исключением pH), что позволяет по ним идентифицировать с исходными экологическими типами фитоценозов даже наиболее деформированные выпасом пастбищные модификации (Куркин, Ярошенко, 1992; Куркин, 2000).

В пределах каждого экологического типа для всех описаний пастбищных модификаций определялись ступени ПД (по таблицам Л. Г. Раменского с соавт., 1956). Далее описания распределялись по следующим ступеням: 1 (исходная) — ПД до 4.0; 2 (умеренного выпаса) — ПД — 4.1—5.0; 3 (интенсивного выпаса) — ПД — 5.1—6.0; 4 (полусбой) — ПД — 6.1—7.0 и 5 (сбой) — ПД — 7.1—8.0.[1] По каждой из этих ступеней ПД определялись верхние тертили проективного обилия видов. В итоге для каждого экологического типа составлялись генетические таблицы, позволяющие анализировать изменения состава исходных фитоценозов по мере нарастания интенсивности выпаса и выявлять оптимальные ступени ПД.

Оптимальность (наибольшая хозяйственная ценность) луга определяется его продуктивностью, которая в общем случае зависит от урожайности травостоя, его питательности и съедобности (Куркин и др., 1998). Однако продуктивность пастбищ определяется не урожайностью, а количеством съеденной массы. Питательность пастбищного корма, как правило, достаточно высокая (благодаря стравливанию в ранних фазах развития) и не лимитирует продуктивность. Поэтому при оценке хозяйственной ценности ступеней ПД целесообразно исходить из съедобности их травостоев, которая определяется прежде всего их видовым составом. В этом плане виды трав необходимо разделить на съедобные и ядовитые.

Съедобные виды трав по степени съедобности для грубой ориентировки целесообразно разделить на более или менее хорошо поедаемые (коэффициент поедаемости от 1.0 до 0.65) и плохо поедаемые (коэффициент поедаемости менее 0.5).

Ядовитые виды трав подразделяются на слабо ядовитые (–1), умеренно ядовитые (–2) и крайне ядовитые (–3). При произрастании куртинами или зарослями ядовитые травы взрослыми животными не поедаются, но при диффузном их произрастании они могут стравливаться «попутно» — вместе с хорошо поедаемыми. Такое поедание слабо ядовитых трав допустимо, тогда как сильно ядовитых — делает травостой непригодным для выпаса.

В качестве оптимальной нами принимается ступень ПД, на которой сумма верхних тертилей проективного обилия хорошо поедаемых трав максимальна, а плохо поедаемых и ядовитых — минимальна. Этот критерий был нами апробирован на остепненных лугах Окской поймы (Куркин, 2000). Оказалось, что каждый из этих типов лугов имеет особый оптимум. Так, тип 9 (тысячелистниково-настоящеподмаренниково-типчаковый)[2] имеет оптимум при умеренном выпасе (ПД 4—5), оптимум типа 10 (красноовсяницево-настоящеподмаренниково-клубничный) захватывает не только умеренный, но также и интенсивный выпас (ПД 4—5—6). У типа 12 (луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейный) оптимум приурочен к интенсивному выпасу (ПД 5—6). Наконец, тип 11 (свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевый) имеет 2 оптимума: 1-й приурочен к умеренному выпасу, а 2-й — к полусбою (ПД 6—7). Настоящая статья посвящена выявлению оптимальных ступеней ПД остальных экологических типов лугов Окской поймы.

---

[1] Нами разработаны ключи-определители, позволяющие по геоботаническим описаниям пастбищных модификаций лугов Окской поймы определять их экологический тип и ступень их пастбищной дигрессии (Куркин, 1995).

[2] Здесь и далее номера и названия типов даны согласно ранее опубликованной нашей классификации (Куркин, Ярошенко, 1992).

ТАБЛИЦА 1

Генетический ряд пастбищной дигрессии наземновейниково-высокополынно-кострецового ценоза (экологический тип 15)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0
		Хорошо поедаемые		
Bromopsis inermis	0.87	32.5 (6)	7.5 (5)	0 (0)
Carex praecox	0.85	1.3 (3)	0.3 (2)	2.5 (3)
Elytrigia repens	0.81	2.8 (4)	6.8 (5)	6.3 (5)
Agrostis stolonifera	0.85	0.8 (2)	1.3 (3)	5.0 (3)
Итого:		37.4	15.9	13.5
		Плохо поедаемые		
Calamagrostis epigeios	0.3	4.5 (4)	1.8 (3)	0 (0)
Mentha arvensis	0.1	un (2)	1.3 (3)	0 (0)
Petasites spurius	0.1	0.3 (2)	0 (0)	0 (0)
Artemisia abrotanum	0.0	11.3 (5)	8 (5)	un (3)
Итого:		16.1	11.1	un
		Ядовитые		
Potentilla anserina	−1	0 (2)	9.5 (5)	45.0 (6)
Xanthium strumarium	−2.5	0 (2)	3.3 (4)	7.5 (6)
Итого:		0	12.8	52.5
Число описаний		10	16	2

Примечание. Здесь и в табл. 2—9 в графе «Коэффициент поедаемости» (при стравливании крупным рогатым скотом — по обобщенным литературным данным) цифры со знаком минус отражают степень ядовитости видов; в графах «Ступень пастбищной дигрессии» цифры вне скобок — верхний тертиль проективного обилия (%); в скобках — уровень значимости, баллы. Нами (Куркин, Левицкая, 1989) приняты следующие уровни значимости: 1 — постоянство 1—20 %; 2 — сумма процентов постоянства и верхнего тертиля проективного обилия 20—40 %; 3 — 40—60 %; 4 — 60—80 %; 5 — 80—100 %; 6 — более 100 %.

Оптимальные ступени ПД аллювиафильных лугов

Тип 15. Наземновейниково-высокополынно-кострецовый. Почва песчаная аллювиальная. В исходном ценозе (ПД до 4.0) преобладает *Bromopsis inermis*[3] (табл. 1). Но уже при умеренном выпасе (ПД 4.1—5.0) его проективное обилие уменьшается более чем в 4 раза, а при интенсивном выпасе (ПД 5.1—6.0) он полностью выпадает (табл. 1). Ядовитые травы в исходном ценозе отсутствуют. При умеренном выпасе они появляются, а при интенсивном — получают преобладание (табл. 1). Поэтому данный тип явно пастбищенепригоден и оптимальным для него является укосное использование.

Тип 16. Кострецово-пырейно-канареечниковый. Почва слоисто-суглинистая. В исходном состоянии полное преобладание имеют высокоурожайные хорошо поедаемые злаки (*Bromopsis inermis, Elytrigia repens, Phalaroides arundinacea*). Плохо поедаемые и ядовитые виды в травостое отсутствуют (табл. 2). Уже при умеренном выпасе *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* практически выпадают из травостоя, причем появляются ядовитые травы (табл. 2). При интенсивном выпасе из травостоя выпадают практически все хорошо поедаемые многолетники, а их место занимает однолетник — *Polygonum aviculare* (табл. 2). Таким образом, пастбищенепригодность данного типа и оптимальность его укосного использования очевидны.

---

[3] Латинские названия сосудистых растений в тексте и таблицах даны по «Определителю растений Мещеры» (1986, 1987).

ТАБЛИЦА 2

Генетический ряд пастбищной дигрессии кострецово-пырейно-канареечникового фитоценоза (экологический тип 16)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
		Хорошо поедаемые			
Bromopsis inermis	0.87	20.0 (6)	sp (3)	0.5 (3)	0 (0)
Elytrigia repens	0.81	20.0 (6)	16.3 (6)	sol (5)	0.1 (5)
Phalaroides arundinacea	0.75	27.5 (6)	0.4 (3)	0 (0)	0 (0)
Alopecurus pratensis	0.84	sol (2)	0.5 (3)	0 (0)	0 (0)
Carex praecox	0.85	0.6 (3)	0.6 (3)	0.3 (3)	un (3)
Agrostis stolonifera	0.85	0 (1)	0.5 (2)	un (3)	1.5 (3)
Leontodon autumnalis	0.71	0 (0)	1.0 (3)	0 (0)	1.3 (3)
Polygonum aviculare	0.89	0 (0)	un (3)	19.5 (6)	22.5 (6)
Poa pratensis	0.85	0 (1)	0 (1)	sp (5)	0.3 (5)
Итого:		67.6	19.4	20.3	25.7
		Плохо поедаемые			
Inula britannica	0.4	0 (1)	3.5 (4)	0.3 (3)	0 (0)
Plantago major	0.1	0 (0)	0 (2)	un (3)	113.3 (5)
Итого:		0	3.5	0.3	13.3
		Ядовитые			
Ranunculus repens	−1	0 (1)	2.8 (5)	0 (0)	0 (0)
Lysimachia nummularia	−1	0 (1)	2.5 (4)	un (3)	0 (0)
Итого:		0	5.3	un	0
Число описаний		37	12	2	2

Тип 18. Канареечниковый. Почва суглинистая аллювиальная. В исходном состоянии (при укосном использовании) тип представлен мощными травостоями *Phalaroides arundinacea* (табл. 3). Но уже при умеренном выпасе он уменьшает свое обилие в 6 раз, что явно не компенсируется разрастанием *Agrostis stolonifera* и *Beckmannia eruciformis*. Притом разрастается ядовитый *Ranunculus repens* (табл. 3). При интенсивном выпасе он изреживается, но появляется более ядовитый *Xanthium strumarium* (табл. 3). Оптимальность укосного использования данного типа и его пастбищенепригодность очевидны.

Оптимальные ступени ПД настоящих лугов (среднепоемных, умеренно аллювиальных)

Тип 19. Луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковый (собственно среднепоемный). Увлажнение влажнолуговое (У = 67—75).[4] На исходной (сенокосной) ступени ценоз полидоминантный. Поэтому сумма верхних тертилей проективного обилия видов здесь явно занижена (около 40 %). Важно то, что хорошо поедаемые виды трав явно преобладают (28 %) над плохо поедаемыми (4 %), а слабо ядовитая *Lysimachia nummularia* (7.5 %) располагается в основном ниже высоты скашивания и в укос почти не попадает (Куркин, 1993). При умеренном выпасе разрастание плохо поедаемой *Deschampsia cespitosa* компенсируется увеличением обилия хорошо поедаемых трав и практическим отсутствием ядовитых (табл. 4). При интенсивном выпасе преобладание хорошо поедаемых трав над плохо поедаемыми возрастает, но разрастается слабо ядовитая *Potentilla anserina* (табл. 4). При полусбое (ПД 6.1—7.0) преобладание получают плохо поедаемые травы (табл. 4). Таким

[4] У — увлажнение по шкале Раменского с соавт. (1956).

ТАБЛИЦА 3

Генетический ряд пастбищной дигрессии канареечникового фитоценоза (экологический тип 18)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0
Хорошо поедаемые				
Phalaroides arundinacea	0.75	60 (6)	10 (5)	0 (0)
Elytrigia repens	0.81	0 (2)	3 (3)	0 (0)
Beckmannia eruciformis	0.77	0 (2)	6.8 (4)	0.8 (5)
Poa palustris	0.88	sp (2)	0 (1)	0.3 (5)
Alopecurus pratensis	0.84	0 (2)	0 (1)	0.5 (3)
Agrostis stolonifera	0.85	0 (1)	18.8 (5)	21.3 (6)
Итого:		60	38.6	22.9
Плохо поедаемые				
Carex vulpina	0.28	sp (3)	0.3 (2)	un (3)
C. acuta	0.21	0 (2)	0 (1)	0.5 (3)
Plantago major	0.1	0 (0)	0 (2)	0.8 (3)
Итого:		sp	0.3	1.3
Ядовитые				
Ranunculus repens	−1	1 (3)	23.8 (5)	1.3 (5)
Potentilla anserina	−1	0 (1)	0.2 (3)	4.5 (5)
Xanthium strumarium	−2	0 (0)	0 (1)	1.3 (3)
Итого:		1	24	7.1
Число описаний		23	28	2

ТАБЛИЦА 4

Генетический ряд пастбищной дигрессии луговоовсяницево-пырейно-тимофеевкового фитоценоза (экологический тип 19)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Хорошо поедаемые					
Phleum pratense	0.89	10 (5)	3.0 (5)	3.5 (5)	2
Elytrigia repens	0.81	7 (5)	7.5 (5)	11.0 (5)	1
Poa pratensis	0.85	0.5 (4)	5.5 (5)	10.0 (4)	4
Festuca pratensis	0.89	6 (4)	0 (2)	0 (1)	0
Carex praecox	0.85	0.5 (4)	sol (2)	0.5 (2)	0
Galium rubioides	0.65	1.5 (4)	0 (1)	0 (0)	0
Alopecurus pratensis	0.84	sp (3)	1.0 (3)	0 (1)	0
Agrostis gigantea	0.85	1.5 (3)	0 (2)	0 (1)	0
Trifolium repens	1.00	sol (3)	6.5 (5)	12.5 (4)	0
Achillea millefolium	0.65	sp (3)	1.5 (4)	1.5 (3)	0
Taraxacum officinale	0.65	sp (2)	2.0 (5)	3.0 (5)	0
Festuca rubra	0.75	0 (1)	8.0 (2)	0 (1)	0
Polygonum aviculare	0.89	0 (0)	0 (1)	0 (0)	32.5
Capsella bursa pastoris	0.65	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1.5
Итого:		28	35.0	42.0	41.0
Плохо поедаемые					
Ranunculus auricomus	0.10	1 (4)	un (2)	0 (0)	0
Deschampsia cespitosa	0.46	sp (3)	12.5 (5)	11.0 (4)	15.0
Geranium pratense	0.20	1.5 (3)	sol (2)	0 (1)	0
Glechoma hederacea	0.10	1.5 (3)	un (2)	0.5 (2)	0
Plantago major	0.10	0 (1)	un (2)	1.5 (4)	9.0

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Matricaria perforata	0.10	0 (0)	0 (1)	un (2)	3.0
Artemisia absinthium	0.10	0 (0)	0 (1)	0 (0)	12.5
Arctium tomentosum	0.00	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3.0
Итого:		4	12.5	12.5	42.5
Ядовитые					
Lysimachia nummularia	−1	7.5 (4)	un (3)	0 (0)	0
Potentilla anserina	−1	0 (1)	0.5 (3)	7.0 (6)	0
Ranunculus repens	−1	0 (1)	un (2)	0.3 (2)	2.5
Итого:		7.5	0.5	7.3	2.5
Число описаний		14	36	6	1

ТАБЛИЦА 5

Генетический ряд пастбищной дигрессии лисохвостно-щучково-пырейного фитоценоза (экологический тип 20)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Хорошо поедаемые					
Elytrigia repens	0.81	19.0 (5)	3.0 (4)	5.5 (5)	0.5 (4)
Alopecurus pratensis	0.84	9.0 (5)	2.5 (4)	0 (1)	0 (0)
Poa palustris	0.88	3.5 (5)	0.8 (2)	1.0 (2)	0 (0)
Phleum pratense	0.89	7.5 (4)	1.5 (3)	0 (2)	un (3)
Festuca pratensis	0.89	5.0 (3)	0 (1)	0 (0)	0 (0)
Trifolium repens	1.00	5.0 (3)	3.5 (5)	7.5 (5)	12.5 (3)
Poa pratensis	0.85	un (2)	3.0 (3)	un (2)	4.0 (4)
Carex praecox	0.85	un (2)	0.3 (2)	0 (1)	0 (2)
Leontodon autumnalis	0.71	un (2)	3.0 (4)	4.0 (4)	0 (2)
Polygonum aviculare	0.89	0 (0)	0 (1)	0 (1)	7.0 (5)
Agrostis stolonifera	0.85	0 (1)	5.0 (3)	9.0 (5)	6.0 (6)
Итого:		49.0	22.6	27.0	30.0
Плохо поедаемые					
Lathyrus pratensis	0.53	4.0 (4)	0 (1)	0 (0)	0 (0)
Deschampsia cespitosa	0.46	12.5 (5)	17.5 (5)	14.0 (4)	32.5 (6)
Glechoma hederacea	0.10	2.0 (4)	0 (2)	0 (2)	0 (0)
Kadenia dubia	0.00	1.3 (2)	0 (1)	0 (0)	0 (0)
Итого:		19.8	17.5	14.0	32.5
Ядовитые					
Ranunculus repens	−1	4.5 (4)	7.5 (5)	8.0 (5)	0 (0)
Lysimachia nummularia	−1	0 (1)	10.0 (5)	0 (2)	0 (0)
Potentilla anserina	−1	0 (1)	3.0 (3)	1.0 (3)	un (3)
Итого:		4.5	20.5	9.0	un
Число описаний		7	18	13	5

образом, оптимальными для данного типа являются 2 первые ступени: исходная (сенокосная) и умеренного выпаса.

Тип 20. Лисохвостно-щучково-пырейный (удлиненно среднепоемный). Увлажнение сыроватолуговое (У = 73—78). На исходной (сенокосной) ступени обилие хорошо поедаемых видов в 3 раза превышает обилие плохо поедаемых (табл. 5), а имеющийся *Ranunculus repens* в сене безвреден (Куркин и др., 1998). При

ТАБЛИЦА 6

Генетический ряд пастбищной дигрессии болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосокового фитоценоза (экологический тип 21)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)			
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0	6.1—7.0
Хорошо поедаемые					
Poa palustris	0.88	11.0 (5)	1.5 (4)	0.3 (3)	0
Phalaroides arundinacea	0.75	1.5 (4)	0 (2)	un (2)	0
Elytrigia repens	0.81	9.0 (4)	5.0 (4)	5.5 (4)	0
Eleocharis palustris	0.65	1.3 (3)	sp (3)	0 (1)	0
Beckmannia eruciformis	0.77	6.0 (2)	7.0 (3)	0 (1)	0
Agrostis stolonifera	0.85	0 (1)	24.0 (5)	5.0 (5)	1.5
Trifolium repens	1.00	0 (0)	0 (2)	13.0 (3)	0
Poa annua	1.00	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0.5
Polygonum aviculare	0.89	0 (0)	0 (1)	0 (1)	1.5
Итого:		28.8	37.5	23.8	3.5
Плохо поедаемые					
Carex vulpina	0.28	15.0 (6)	1.0 (4)	un (2)	0
Achillea cartilaginea	0.20	1.0 (4)	0.5 (2)	0 (0)	0
Galium palustre	0.00	4.0 (3)	un (2)	0 (1)	0
Deschampsia cespitosa	0.46	0 (0)	1.0 (3)	3.0 (3)	0
Plantago major	0.10	0 (0)	sol (2)	0 (1)	17.5
Итого:		20.0	2.5	3.0	17.5
Ядовитые					
Ranunculus repens	−1	12.5 (5)	25.0 (6)	4.0 (3)	0
Lysimachia nummularia	−1	9.0 (4)	0.5 (3)	0 (0)	0
Potentilla anserina	−1	0 (1)	sol (3)	8.0 (5)	10.0
Итого:		21.5	25.5	12.0	10.0
Число описаний		7	19	6	1

умеренном выпасе обилие хорошо поедаемых трав резко уменьшается, а ядовитых — возрастает (табл. 5). При интенсивном выпасе съедобность травостоя несколько улучшается, но явно уступает исходной (табл. 5). При полусбое преобладает плохо поедаемая *Deschampsia cespitosa* (табл. 5). Таким образом, для данного типа оптимальным является сенокосное использование.

Оптимальные ступени ПД болотистых умеренно долгопоемных лугов (увлажнение сыролуговое, У = 80—88)

Тип 21. Болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосоковый. Умеренно аллювиальный (А = 3—4.5).[5] Тип приурочен к центральной части поймы. На исходной (укосной) ступени обилие хорошо поедаемых видов меньше суммы обилий плохо поедаемых и ядовитых (табл. 6). Однако при укосном использовании (на сено, сенаж или силос) *Ranunculus repens* теряет свою ядовитость, а *Lysimachia nummularia* практически не попадает в укос, располагаясь ниже высоты скашивания (Куркин и др., 1998). При умеренном выпасе, хотя и резко уменьшается обилие плохо поедаемых видов (за счет изреживания исходно доминировавшей *Carex vulpina*), разрастается ядовитый при стравливании *Ranunculus repens* (табл. 6). При интенсивном выпасе травостой изреживается без существенного изменения съедобности (табл. 6). При полусбое (ПД 6.1—7.0) в еще более изреженном травостое доминируют

[5] А — ступень аллювиальности по шкале Раменского с соавт. (1956).

ТАБЛИЦА 7

Генетический ряд пастбищной дигрессии таволгово-крупноосокового фитоценоза (экологический тип 22)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)	
		до 4.0	4.1—5.0
Хорошо поедаемые			
Phalaroides arundinacea	0.75	0.5 (6)	0 (0)
Elytrigia repens	0.81	0 (2)	1.0 (2)
Poa pratensis	0.85	0 (2)	1.0 (3)
Agrostis stolonifera	0.85	0 (0)	28.0 (5)
Beckmannia eruciformis	0.77	0 (0)	3.0 (2)
Carex nigra	0.65	0 (0)	1.0 (2)
Итого:		0.5	34.0
Плохо поедаемые			
Filipendula ulmaria	0.40	15.0 (6)	0 (0)
Carex acuta	0.21	25.0 (5)	0 (1)
C. vesicaria	0.40	15.0 (5)	rr (2)
Deschampsia cespitosa	0.46	0 (2)	3.0 (5)
Scirpus sylvaticus	0.46	0 (0)	20.0 (3)
Итого:		55.0	23.0
Ядовитые			
Ranunculus repens	−1	0 (2)	6.0 (4)
Число описаний		5	6

практически непоедаемый *Plantago major* и ядовитая *Potentilla anserina* (табл. 6). В итоге для данного типа наиболее приемлемо укосное использование.

Тип 22. Таволгово-крупноосоковый (слабо аллювиальный, А = 2—3). Приурочен к притеррасной части поймы. На исходной (укосной) ступени господствуют плохо поедаемые виды при практическом отсутствии хорошо поедаемых и ядовитых (табл. 7). При умеренном выпасе обилие плохо поедаемых видов резко уменьшается, а хорошо поедаемых — возрастает. Однако появляется ядовитый *Ranunculus repens* (табл. 7). С учетом того, что при интенсивном выпасе хорошо поедаемая *Agrostis stolonifera* разрастается, а ядовитый *Ranunculus repens* изреживается, можно полагать, что оптимальным для данного типа будет интенсивный выпас.

Болотные особо долгопоемные луга

Увлажнение от болотно-лугового до болотного (У = 89—101). Выпас возможен лишь в засушливые годы с малыми паводками. Притом в ценозах встречаются такие крайне ядовитые виды трав, как *Cicuta virosa, Oenanthe aquatica, Polygonum amphibium.*

Тип 23.[6] Ползучелютиково-топянохвощово-мятовый (прирусловой). В исходном состоянии травостой непоедаем и ядовит. При выпасе ядовитые виды (*Ranunculus repens* и *Equisetum fluviatile*) и непоедаемая *Mentha arvensis* еще более разрастаются. Притом данный тип располагается в водоохранной зоне, где выпас скота запрещается.

[6] В связи с ограниченным объемом статьи имеющиеся у нас таблицы генетических рядов болотных типов (типы 23, 24 и 25), а также типы псаммофитно-пустошных лугов (типы 1, 2, 3 и 4) не приводятся.

ТАБЛИЦА 8

Генетический ряд пастбищной дигрессии красноовсяницево-щучкового фитоценоза (экологический тип 5)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0
		Хорошо поедаемые		
Phleum pratense	0.89	0.5 (5)	3.5 (5)	15.0 (3)
Festuca rubra	0.75	10.0 (4)	6.0 (4)	4.0 (2)
Carex praecox	0.85	3.5 (4)	0 (1)	0 (0)
Poa pratensis	0.85	1.0 (3)	4.0 (5)	3.0 (2)
Alopecurus pratensis	0.84	2.0 (3)	0 (2)	0 (0)
Achillea millefolium	0.65	0.5 (3)	0.7 (3)	0 (0)
Festuca pratensis	0.89	0.5 (2)	rr (2)	9.0 (4)
Trifolium repens	1.00	0 (1)	13.0 (5)	31.0 (5)
Taraxacum officinale	0.65	0 (1)	3.5 (5)	2.0 (4)
Elytrigia repens	0.81	0 (1)	1.0 (3)	13.0 (5)
Leontodon autumnalis	0.71	0 (0)	0.6 (3)	15.0 (5)
Итого:		18.5	32.3	92.0
		Плохо поедаемые		
Deschampsia cespitosa	0.46	20.0 (6)	26.0 (5)	13.0 (5)
Glechoma hederacea	0.10	2.0 (3)	rr (2)	0 (0)
Ranunculus auricomus	0.10	1.5 (3)	0 (1)	0 (0)
Plantago major	0.10	0 (1)	0 (2)	1.5 (5)
Итого:		23.5	26.0	14.5
		Ядовитые		
Potentilla anserina	−1	4.0 (5)	5.0 (5)	13.0 (6)
Ranunculus repens	−1	1.0 (2)	1.5 (3)	3.0 (4)
R. acris	−2	2.5 (3)	0.2 (3)	0 (0)
Lysimachia nummularia	−1	5.5 (5)	0 (1)	0 (0)
Итого:		13.0	6.7	16.0
Число описаний		7	31	3

Тип 24. Канареечниково-манниково-остроосоковый. Приурочен к заболоченным окраинам стариц и особо долгопоемным понижениям центральной части поймы. На исходной ступени доминирует плохо поедаемая *Carex acuta*. Обилен также *Glyceria maxima*, ядовитый при стравливании (Кормовые растения, 1950). При эпизодическом выпасе (в сухие маловодные годы) существенных изменений в составе ценоза не происходит. Поэтому целесообразно травостои данного типа в эти годы не стравливать, а скашивать на силос.

Тип 25. Остроосоково-манниковый. Приурочен к сильно обводненным низинам притеррасья. На исходной ступени в травостое господствует ядовитый *Glyceria maxima*. При эпизодическом выпасе (в сухие маловодные годы) *Glyceria* сохраняет преобладание. Поэтому целесообразно травостои данного типа скашивать на силос, поскольку при силосовании они теряют токсические свойства (Кормовые растения, 1950).

Оптимальные ступени ПД краткопоемных лугов грунтового увлажнения

Эти луга прилегают к склонам коренных берегов. Почвы суглинистые.

Тип 5. Красноовсяницево-щучковый. Увлажнение сыроватолуговое (У = 68—75). На исходной ступени в ценозе доминирует плохо поедаемая *Deschampsia cespitosa*, притом немало ядовитых трав (табл. 8). При умеренном выпасе обилие хорошо поедаемых видов возрастает, а ядовитых — уменьшается (табл. 8). При

ТАБЛИЦА 9

Генетический ряд пастбищной дигрессии осоково-щучкового фитоценоза (экологический тип 6)

Виды	Коэффициент поедаемости	Ступень пастбищной дигрессии (ПД)		
		до 4.0	4.1—5.0	5.1—6.0
Хорошо поедаемые				
Poa pratensis	0.85	cop_1 (5)	1.5 (4)	10.0 (5)
Festuca rubra	0.75	3.0 (3)	0 (0)	0 (0)
Phleum pratense	0.89	0.5 (3)	0 (2)	0 (0)
Agrostis stolonifera	0.85	0 (1)	14.0 (5)	12.0 (5)
Carex nigra	0.65	0 (1)	25.0 (5)	15.0 (3)
Poa palustris	0.88	0 (0)	2.0 (4)	0 (0)
Elytrigia repens	0.81	0 (1)	1.0 (3)	16.0 (5)
Trifolium repens	1.00	0 (1)	0 (2)	2.5 (3)
Итого:		3.5	43.5	55.5
Плохо поедаемые				
Deschampsia cespitosa	0.46	29.0 (6)	25.0 (6)	0 (0)
Carex acuta	0.21	5.0 (4)	0 (0)	5.0 (4)
Juncus filiformis	0.40	4.0 (2)	0 (2)	0 (0)
Carex cespitosa	0.27	0.5 (3)	0 (0)	0 (0)
Bidens tripartita	0.40	0 (1)	0 (2)	2.5 (3)
Итого:		38.5	25.0	7.5
Ядовитые				
Potentilla anserina	−1	3.0 (4)	2.0 (4)	4.0 (5)
Viola epipsila	−1	14.0 (3)	0 (0)	0 (0)
Ranunculus repens	−1	0 (1)	9.0 (5)	0.3 (2)
Polygonum hydropiper	−1	0 (0)	0 (0)	2.5 (2)
Итого:		17.0	11.0	6.8
Число описаний		7	5	3

интенсивном выпасе происходит дальнейшее резкое увеличение обилия хорошо поедаемых видов, причем преобладание получает *Trifolium repens*. При этом обилие плохо поедаемых видов уменьшается, но возрастает обилие слабо ядовитой *Potentilla anserina* (табл. 8). В итоге для данного типа оптимальным является интенсивный выпас, но в сочетании с внесением фосфорно-калийных удобрений, которые, стимулируя дальнейшее разрастание *Trifolium repens*, обеспечат затенение им светолюбивой *Potentilla anserina*.

Тип 6. Осоково-щучковый. Увлажнение сыролуговое (У = 77—88). На исходной ступени полное преобладание имеют плохо поедаемые виды при практическом отсутствии хорошо поедаемых (табл. 9). При умеренном выпасе обилие более или менее хорошо поедаемых видов возрастает в 10 раз (в основном за счет *Carex nigra* и *Agrostis stolonifera*), обилие плохо поедаемых видов уменьшается, но разрастается *Ranunculus repens* (табл. 9). При интенсивном выпасе обилие хорошо поедаемых видов еще более возрастает, а плохо поедаемых и ядовитых — сокращается (табл. 9). Таким образом, данный тип имеет четко выраженный оптимум при интенсивном выпасе.

Псаммофитно-пустошные луга

Приурочены к «карманам» притеррасья, изолированным от аллювиальной деятельности. Почвы песчаные, кислые, оподзоленные. Поскольку в травостоях преобладают плохо поедаемые виды, эти луга используются в основном для прогона скота на более богатые пастбища.

Тип 1. Равниннополынно-едкоочитково-тонкополевицево-лишайниковый. Особо краткопоемный. В исходном состоянии (без выпаса) преобладает лишайниковый покров, а в разреженном травостое представлены как хорошо поедаемые виды, так и ядовитый *Sedum acre*. При умеренном выпасе резко возрастает обилие хорошо поедаемых видов (*Agrostis tenuis* и *Poa angustifolia*), но сохраняется *Sedum acre* и исчезает лишайниковый покров. Последнее создает опасность ветровой эрозии. Поэтому целесообразно данный тип оставлять в исходном (заповедном) состоянии.

Тип 2. Тонкополевицево-волосистоястребинковый. Собственно краткопоемный. На исходной ступени (без выпаса) господствует почти непоедаемый *Hieracium pilosella*. При умеренном выпасе его обилие уменьшается с 30 до 11 %, а хорошо поедаемых трав слабо возрастает, но появляется ядовитый *Sedum acre* (6 %) и весьма ядовитая *Stellaria graminea* (1 %). Поэтому обе ступени ПД далеки от оптимума.

Тип 3. Белоусовый. Умеренно краткопоемный (У = 61—69). На исходной ступени ПД в ценозе господствует плохо поедаемый *Nardus stricta*. При умеренном выпасе его господство сохраняется. Таким образом, обе ступени ПД данного типа также далеки от оптимума.

Тип 4. Щучково-белоусовый (У = 68—75). На исходной ступени ПД полное преобладание имеют плохо поедаемые виды. При умеренном выпасе их обилие уменьшается с 50 до 40 % (за счет изреживания *Nardus stricta*), а обилие хорошо поедаемых — возрастает с 5 до 25 %.

Заключение

На примере лугов Окской поймы показано, что для различных экологических типов этих лугов различны оптимальные ступени их ПД. Так, для типов 15, 16, 18 и 20 оптимально только укосное использование, для типа 9 оптимален умеренный выпас, для типов 5, 6, 12 и 22 — интенсивный выпас. Для типа 10 в равной мере оптимален как умеренный, так и интенсивный выпас, а для типа 19 — как укосное использование, так и умеренный выпас. Таким образом, пропагандируемые универсальные рекомендации умеренного выпаса для пойменных пастбищ неприемлемы, поскольку только для части экологических типов этих пастбищ умеренный выпас действительно оптимален, тогда как для другой их части он губителен, а для третьей части — недостаточен и его интенсификация повышает кормовую ценность травостоев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Браун Д. Методы исследования и учета растительности. М., 1957. 316 с.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная деградация пойменных лугов и ее оценка по доле участия синантропных видов // Экология, 1983. № 5. С. 3—10.

Горчаковский П. Л., Абрамчук А. В. Пастбищная толерантность растений суходольных лугов // Экология. 1996. № 5. С. 335—340.

Гродзинский А. М., Злобин Ю. А., Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Словарь-справочник по агрофитоценологии и луговедению. Киев, 1991. 136 с.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1950. Т. 1. 688 с.; 1951. Т. 2. 948 с.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Обоснование ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 12. С. 1605—1616.

Куркин К. А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Анализ динамики видов и синузий фитоценозов долгопоемного луга в ходе антропогенной сукцессии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 4. С. 66—82.

Куркин К. А. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Ключи-определители эколого-генетических синтаксонов лугов Окской поймы и рациональных способов их использования // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 19—33.

Куркин К. А. Эколого-генетическая классификация и анализ пастбищных модификаций остепненных лугов Окской поймы // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 67—79.

Куркин К. А. Экологическая классификация растительности пойменных лугов как основа для изучения синэкологических оптимумов видов // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 31—42.

Куркин К. А., Комахин П. И., Коптелова С. Г. Оценка качества естественных сенокосов по данным их геоботанического описания // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 53—65.

Куркин К. А., Левицкая Г. Е. Опыт экологической классификации пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций по частям поймы // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 373—387.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Миркин Б. М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1984. Т. 5. С. 139—232.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1984. 320 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

SUMMARY

In the ecological and genetical classification of meadows all pasture modifications are grouped according to their initial ecological types, and within the later according to the stages of increasing pasture digression (PD). This approach allows to determine an optimal stage of PD for each type, which is characterized by a maximal abundance of well-grazed species and minimal occurrence of badly grazed and poisonous plants. Among the Oka water-meadows, ecological types are distinguished with an optimal PD falling on the initial stage (no grazing), on medium grazing, on intensive grazing, and also types with extended optimum covering two PD stages. The determination of PD optimum for each meadow type is a key to optimization of the grassland agriculture as a whole.

СООБЩЕНИЯ

УДК 574.583(285.2) : 581

© О. А. Ляшенко

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПЛАНКТОННЫХ АЛЬГОФЛОР ОЗЕР НЕРО И ПЛЕЩЕЕВО

O. A. LYASHENKO. COMPARATIVE ANALYSIS OF PLANKTON ALGAL FLORAS OF NERO AND PLESHCHEEVO LAKES

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок Ярославской обл., Некоузского р-на
E-mail: lyashenk@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 01.08.2002

Проанализированы таксономический состав планктонных альгофлор и количественные показатели развития водорослей озер Неро и Плещеево (бассейн Верхней Волги). Обнаружено соответственно 516 и 306 таксонов рангом ниже рода. Основу таксономического разнообразия в обоих озерах составляют зеленые, диатомовые и синезеленые водоросли. По количественным показателям развития в оз. Плещеево преобладают диатомовые водоросли, в оз. Неро — синезеленые. Планктонные альгофлоры озер существенно отличаются по таксономическому составу, составу доминантов, показателям развития общих таксонов и распределению биомассы по размерным группам.

Ключевые слова: фитопланктон, оз. Неро, Плещеево, таксономический состав, численность, биомасса.

Озера Плещеево и Неро, расположенные в бассейне Верхней Волги, принадлежат к числу наиболее крупных озер средней полосы европейской России. Расстояние между ними составляет около 60 км. Озера имеют сходную площадь зеркала — 51.5—51.7 км^2, однако существенно различаются по другим морфометрическим характеристикам. Котловина оз. Неро представляет собой гляциодепрессию (История озер..., 1992), а в формировании котловины оз. Плещеево наряду с ледниковыми, принимали участие процессы карстообразования (Экосистема..., 1989). Наибольшая глубина оз. Плещеево — 24, а оз. Неро — 5 м (объем воды составляет соответственно 582 и 77 млн·м^3). Оз. Плещеево — типичный димиктический водоем с весенней и осенней гомотермией, летней и зимней стратификацией (Экосистема..., 1989). Оз. Неро полимиктично, подвержено постоянному ветровому перемешиванию в течение безледного периода, так как глубины до 1 м составляют в нем 80 % акватории. Зимой здесь также наблюдается обратная стратификация (Фортунатов, Московский, 1970).

В начале XX в. оз. Плещеево характеризовалось как олиготрофное. Вследствие интенсивного антропогенного воздействия к 1960-м годам оно по многим показателям, в том числе и по развитию фитопланктона, достигло мезотрофного статуса, который и сохраняет до настоящего времени (Экосистема..., 1989; Ляшенко, 1999). Оз. Неро известно как эвтрофный водоем по растительным остаткам суббореального периода (Корде, 1956). В настоящее время оно также характеризуется как эвтрофное, в частности по показателям развития планктонных водорослей (Ляшенко, 2002).

Первые сведения об альгофлоре озер относятся к началу XX в. (Болохонцев, 1905). Отдельные исследования проводились также в 1920-е и 1960-е годы (Кастальская-Карзинкина, 1934; Ильинский, 1970). По результатам исследований фитопланктона оз. Плещеево в 1971—1984 гг. был составлен таксономический список, включающий 493 таксона водорослей рангом ниже рода (Экосистема..., 1989).

В настоящей работе проведен сравнительный анализ планктонных альгофлор озер по материалам 1980—1990-х годов, по таксономическому составу, численности и биомассе водорослей.

Материал и методика

Материалы по фитопланктону озер были отобраны в различные сезоны безледного периода, а также подо льдом в 1987—1991 и 2000 гг. на оз. Неро и в 1991—1992 и 1996 гг. на оз. Плещеево.

Фитопланктон концентрировали методом прямой фильтрации последовательно через мембранные фильтры № 6 и 5 (Мытищи). Осадок фиксировали уксусно-йодо-формалиновым фиксатором. Численность и биомассу определяли счетно-объемным методом (Методика..., 1975). Подсчет водорослей проводили в камере типа «Учинская» объемом 0.01 мл. Для более полного выявления таксономического состава просматривали также качественные нефиксированные пробы. Определение диатомовых водорослей проводилось на постоянных препаратах (Диатомовые..., 1974).

Создана база данных, содержащая сведения о численности и биомассе планктонных водорослей, которая была использована для количественной характеристики альгофлор озер. Таксономические списки, составленные на основании базы данных, были дополнены водорослями, идентифицированными в результате обработки качественных проб фитопланктона. Ряд водорослей, преимущественно из отделов *Chrysophyta, Cryptophyta, Dinophyta* и *Euglenophyta*, удалось идентифицировать только до рода из-за их относительно редкой встречаемости и невозможности использования соответствующих методик.

Для сравнения таксономического состава альгофлор использовался коэффициент Съеренсена-Чекановского (Шмидт, 1980; Зайцев, 1984). При этом учитывались виды и внутривидовые таксоны (за исключением водорослей, идентифицированных только до рода).

Под встречаемостью понимается отношение числа проб, в которых отмечена данная водоросль, к общему числу проанализированных проб. Показателем обилия по численности (ПОч) и по биомассе (ПОб) считается отношение суммарной численности (биомассы) данной водоросли во всех пробах к общей численности (биомассе) фитопланктона во всех пробах. Под среднепопуляционной численностью (биомассой) (соответственно СПч и СПб) понимается отношение суммарной численности (биомассы) водоросли к числу проб, в которых она была отмечена. Доминантом считается вид, составляющий более 10 % биомассы фитопланктона. Под частотой доминирования понимается процентное содержание проб, в которых данная водоросль доминирует.

Результаты и обсуждение

Всего за время исследований в оз. Плещеево обнаружено 306, а в оз. Неро — 516 таксонов водорослей рангом ниже рода (табл. 1), принадлежащих к 8 отделам. В обоих озерах таксономически наиболее разнообразны зеленые водоросли, далее следуют диатомовые и синезеленые (табл. 1). Соотношение представителей 8 отделов в планктонной альгофлоре обоих озер сходно, однако вклад желтозеленых и эвгленовых водорослей в общее разнообразие заметно выше в оз. Неро (табл. 1).

На родовом уровне сходство альгофлор достаточно велико: доля общих родов составляет 65 % в оз. Неро и 82 % — в оз. Плещеево. Рассчитанный по числу родов коэффициент Съеренсена-Чекановского составил 0.73, что отражает сходство альгофлор, характерное для озер одного региона с аналогичными климатическими и гидрохимическими условиями.

Общими для озер (исключая водоросли, идентифицированные до рода) являются 166 таксонов (55 % таксонов планктонной альгофлоры оз. Плещеево и 33 % —

ТАБЛИЦА 1

Таксономический состав фитоплактона озер Плещеево (П) и Неро (Н)

Отдел	Число таксонов							
	родов		видов		внутривидовых		всего	
	П	Н	П	Н	П	Н	П	Н
Cyanophyta	11	20	34	67	11	11	45	84
Chrysophyta	9	9	15	17	6	2	21	24
Xanthophyta	2	7	1	15	1	1	2	16
Bacillariophyta	28	28	65	102	18	9	83	116
Dinophyta	5	4	4	4	6	0	10	7
Cryptophyta	3	4	2	12	3	1	5	14
Euglenophyta	4	5	10	45	4	13	14	61
Chlorophyta	47	62	95	161	31	25	127	194
Всего:	109	139	227	423	80	62	306	516

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость водорослей фитопланктона озер Неро и Плещеево (доля от числа проб, %)

Виды	Встречаемость
Оз. Неро	
Scenedesmus communis Hegew.	0.95
Aulacosera ambigua (Grun.) Sim.	0.89
Oscillatoria limnetica Lemm.	0.80
Lyngbya limnetica Lemm.	0.79
Aphanizomenon gracile (Lemm.) Lemm.	0.76
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm.	0.76
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chod.	0.72
Fragilaria berolinensis (Lemm.) Lange-Bertalot	0.67
Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind.	0.67
M. contortum (Thur.) Kom.-Legn.	0.65
Scenedesmus spinosus Chod.	0.64
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.	0.61
Golenkinia radiata Chod.	0.57
Scenedesmus armatus Chod.	0.52
Оз. Плещеево	
Stephanodiscus minutulus (Kütz.) Cleve et Möller	0.84
Asterionella formosa Hass.	0.62
Chroomonas acuta Uterm.	0.57

оз. Неро). Коэффициент сходства Съеренсена-Чекановского для альгофлор озер на уровне таксонов рангом ниже рода составил 0.42, что, вероятно, является отражением морфометрических и трофических особенностей озер.

Основу разнообразия зеленых водорослей (84 % таксонов в оз. Неро и 67 % в оз. Плещеево) составляют представители порядка *Chlorococcales*. Наиболее таксономически насыщен род *Scenedesmus* (соответственно 22 и 13 %). На втором месте по разнообразию в оз. Неро находится род *Pediastrum*, а в оз. Плещеево — *Staurastrum* (по 5 %).

Таксономическое разнообразие диатомовых формируют преимущественно водоросли порядка *Raphales*. Наибольшим разнообразием в обоих озерах отличаются роды *Fragilaria, Navicula* и *Nitzschia*, которые в сумме составляют более 50 % всех таксонов диатомовых. Состав истинно планктонных видов (порядков *Talassiosirales, Melosirales, Araphales*) в озерах сходен, различие их диатомовых комплексов, в основном, обусловлено факультативными планктерами.

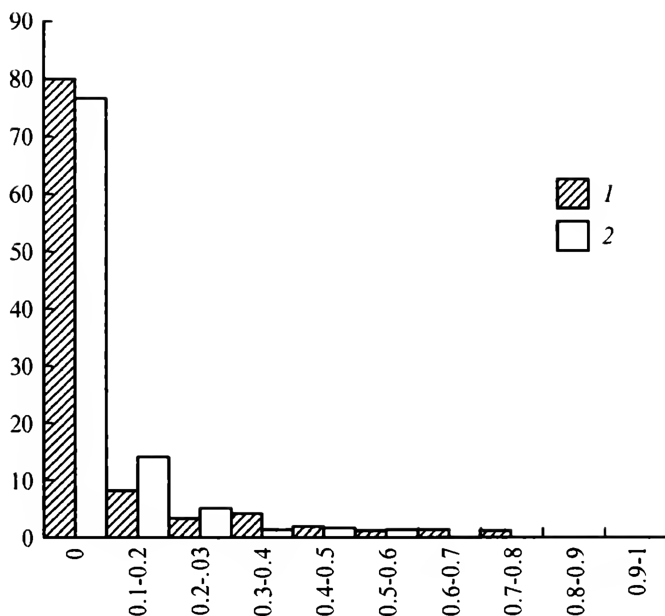


Рис. 1. Распределение таксонов водорослей рангом ниже рода по различным классам встречаемости в фитопланктоне озер Неро и Плещеево.

1 — оз. Неро, *2* — оз. Плещеево. По оси абсцисс — классы встречаемости; по оси ординат — содержание таксонов рангом ниже рода, %.

Синезеленые в озерах представлены водорослями порядков *Chroococcales, Nostocales, Oscillatoriales*. Род *Oscillatoria*[1] в обоих озерах включает 18 % таксонов, род *Anabaena* — 19 % в оз. Неро и 25 % в оз. Плещеево. В оз. Неро большой таксономической насыщенностью отличается также род *Microcystis* (15 % таксонов).

Распределение водорослей по встречаемости в обоих озерах сходно и в целом соответствует закономерности, установленной для наземных растительных сообществ (Грейг-Смит, 1967). Так, редкие таксоны с встречаемостью до 0.1 составляют в них около 80 % (рис. 1). Содержание таксонов с встречаемостью до 0.3 в обоих озерах превышает 90 %. Количество таксонов, отмечаемых более чем в половине проб, значительно выше в оз. Неро (табл. 2), что, очевидно, отражает большую однородность условий местообитания водорослей и меньшую степень структурных изменений фитопланктона в ходе сезонной сукцессии.

Фитопланктон озер существенно различается по количественной представленности в нем водорослей различных отделов (рис. 2). В оз. Плещеево по численности и биомассе преобладали диатомовые водоросли, в оз. Неро — синезеленые. В 1-м значительную долю биомассы составляли также динофитовые, во 2-м — диатомовые. Содержание зеленых водорослей было сходным.

Концентрация биомассы в пределах таксономического состава фитопланктона озер крайне неравномерна, а характер распределения показателей обилия различен (рис. 3). Так, 90 % биомассы планктонных водорослей в оз. Плещеево определяют 20 таксонов рангом ниже рода, тогда как в оз. Неро — более 60. В то же время концентрация биомассы у 5 видов с наибольшим ПОб сходна: 50 и 59 %.

Озера существенно различаются по составу доминантов фитопланктона. В оз. Плещеево наиболее часто доминирует *Stephanodiscus minutulus* (табл. 3). Вклад в биомассу фитопланктона (ПОб) максимален у крупноклеточной динофлагеллаты *Cera-*

---

[1] В статье сохранена традиционно принятая в отечественной литературе трактовка рода *Oscillatoria* и классификация синезеленых в целом (Голлербах и др., 1953).

I

14%
12%
3%
71%

3%
3%
94%

а

б

31%
11%
2%
56%

II

21%
16%
3%
6%
54%

1
2
3
4
5
6

Рис. 2. Удельное содержание водорослей различных отделов в численности и биомассе фитопланктона озер Плещеево и Неро.

I — численность, II — биомасса. *а* — Плещеево, б — Неро. *1* — *Cyanophyta*, *2* — *Bacillariophyta*, *3* — *Chlorophyta*, *4* — *Cryptophyta*, *5* — *Dinophyta*, *6* — прочие водоросли.

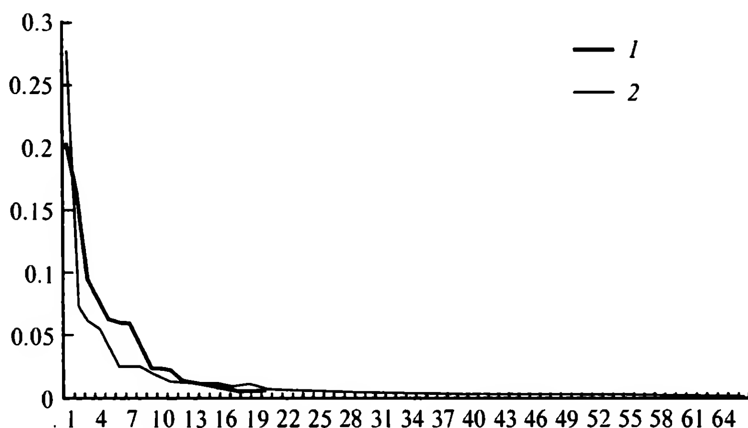


Рис. 3. Распределение 90 % биомассы фитопланктона по таксонам рангом ниже рода в озерах Неро и Плещеево.

По оси абсцисс — порядковые номера таксонов (расположенных в порядке убывания показателя обилия по биомассе (ПОб)); по оси ординат — показатель обилия по биомассе.

ТАБЛИЦА 3

Показатели развития основных доминантов фитоплактона озер Плещеево и Неро

Вид	Показатели						
	ПОч	ПОб	СПч, тыс. кл/л	СПб, мг/л	Чмакс., тыс. кл/л	Бмакс., мг/л	Чд, %
Оз. Плещеево							
Asterionella formosa Hass.	0.05	0.06	153	0.09	1114	0.56	19
Aulacoseira islandica (O. Müll.) Sim.	0.02	0.10	119	0.28	587	1.22	16
Ceratium hirundinella (O. F. M.) Dujardin	0.00	0.20	28	1.28	117	5.96	7
Fragilaria crotonensis Kitt.	0.02	0.06	205	0.34	756	1.21	14
Stephanodiscus agassizensis Hakansson et Kling	0.00	0.08	25	0.25	203	1.52	12
S. minutulus (Kütz.) Cleve et Möller	0.55	0.15	1202	0.16	14985	1.52	38
Оз. Неро							
Aphanizomenon gracile (Lemm.) Lemm.	0.06	0.05	45464	1.22	555947	10.65	14
Aulacosera ambigua (Grun.) Sim.	0.00	0.07	1799	1.39	9520	7.14	33
Golenkinia radiata Chod.	0.00	0.03	817	0.75	9600	13.61	5
Oscillatoria limnetica Lemm.	0.40	0.28	273247	5.89	3003600	56.61	47
Oscillatoria redekei Van Goor	0.07	0.06	187367	5.06	1326343	28.32	5
Scenedesmus communis Hegew.	0.01	0.04	4294	0.69	29360	4.84	13
Stephanodiscus hantzschii Grun.	0.00	0.03	1964	0.90	20800	9.05	9

Примечание. ПОч — показатель обилия по численности; ПОб — показатель обилия по биомассе; СПч — среднепопуляционная численность; СПб — среднепопуляционная биомасса; Ч — численность; Б — биомасса, Чд — частота доминирования.

tium hirundinella и 2 видов диатомовых — доминантов весеннего фитопланктона *Stephanodiscus minutulus* и *Aulacosera islandica*. В оз. Неро по всем ценотическим и количественным показателям заметно выделялась синезеленая *Oscillatoria limnetica* (=*Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom.). Второй по частоте доминирования и вкладу в биомассу являлась *Aulacosera ambugua*. Необходимо отметить, что в 1990-е годы произошли сукцессионные изменения в составе комплекса планктонных синезеленых озера — *Oscillatoria limnetica* перешла в разряд субдоминантов, а основным доминантом стал вид — индикатор эвтрофного состояния водоемов *Oscillatoria redekei* (=*Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert) (Ляшенко, 2002). Настоящие данные преимущественно отражают период доминирования *Oscillatoria limnetica*.

Среднепопуляционные показатели развития доминантов фитопланктона оз. Неро заметно выше, чем оз. Плещеево (табл. 3), что связано с существенными различиями в продуктивности этих водоемов.

Коэффициенты ранговой корреляции между показателями развития общих для озер таксонов водорослей (табл. 4) достоверны, но невысоки, что также отражает значительные отличия ценотической структуры их фитопланктона.

Заметно различается в озерах также распределение численности и биомассы фитопланктона по размерным группам

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты ранговой корреляции Кендела между количественными показателями развития общих для озер Плещеево и Неро таксонов водорослей

Показатели	Коэффициенты корреляции n = 132, P = 0.01
ПОч	0.32
ПОб	0.22
СПч	0.41
СПб	0.35
Встречаемость	0.27

Примечание. Пояснения см. в табл. 3.

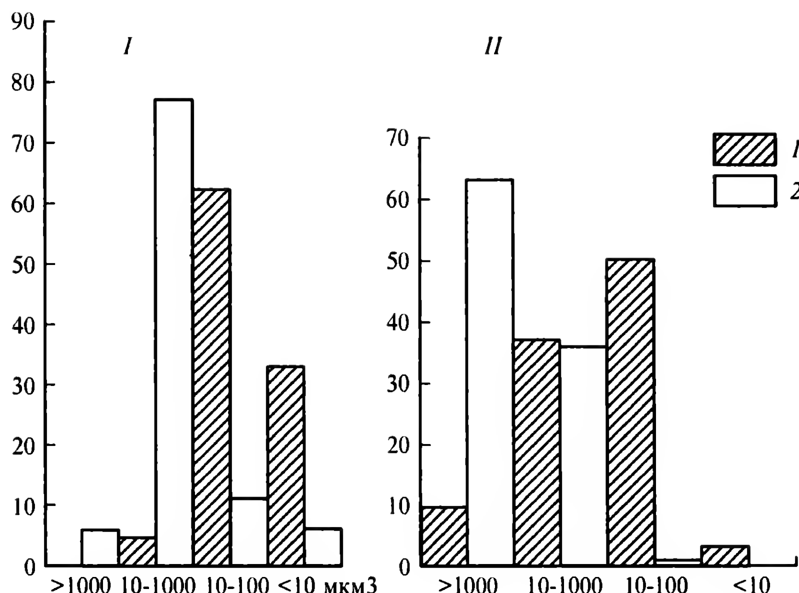


Рис. 4. Распределение численности и биомассы фитопланктона озер Неро и Плещеево по различным размерным группам водорослей.

I — численность, *II* — биомасса. *1* — оз. Неро, *2* — оз. Плещеево. По оси абсцисс — размерные классы; по оси ординат — доля от численности (биомассы), %.

(рис. 4). Так, в оз. Неро основу численности составляют водоросли объемом до 100 мкм³, тогда как в оз. Плещеево численно преобладают водоросли, клеточный объем которых варьирует от 100 до 1000 мкм³. По биомассе в оз. Неро преобладают планктонные водоросли объемом 10—100 мкм³ (что согласуется с представлениями об увеличении в фитопланктоне по мере эвтрофирования водоема доли мелкоклеточной фракции), а в оз. Плещеево — более 1000 мкм³. Доля водорослей объемом 100—1000 мкм³ в планктоне обоих озер практически одинакова (36—37 %).

Таким образом, проведенный сравнительный анализ показал сходство планктонных альгофлор озер Плещеево и Неро по родовому составу и по встречаемости таксонов, но существенные различия по составу и количественному развитию видов-доминантов, а также по распределению численности и биомассы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болохонцев Е. Н. Фитопланктон Ростовских озер // Землеведение. 1903. Т. 10. № 4. С. 47—54.

Болохонцев Е. Н. О фитопланктоне некоторых озер Ростовского уезда Ярославской губернии и двух озер Владимирской губернии // Тр. Саратов. общ-ва естествоиспытателей и любителей природы. 1903. № 4. Вып. 2. С. 253—269.

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М., 1953. 652 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.

Диатомовые водоросли СССР. Л., 1974. Т. 1. 403 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Ильинский А. Л. О фитопланктоне озер Ярославской области // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970. С. 273—303.

История озер Восточно-Европейской равнины. СПб., 1992. 262 с.

Кастальская-Карзинкина М. А. Количественный и весовой учет фитопланктона Переславского озера // Тр. лимнол. станц. в Косине. 1934. № 17. С. 71—83.

Корде Н. В. История микрофлоры и микрофауны оз. Неро // Тр. Лаборатории сапропелевых отложений. 1956. Вып. 6. С. 181—200.

Ляшенко О. А. Структура и сезонная сукцессия фитопланктона озера Плещеево: Тез. докл. Междунар. научн. конф. по озерным экосистемам «Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Минск. 1999. С. 126—127.

Ляшенко О. А. Структура фитопланктона и содержание хлорофилла в оз. Неро // Биология внутренних вод. 2002. № 4. С. 34—39.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 240 с.

Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области (кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики) // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль. 1970. С. 3—183.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Экосистема озера Плещеево. Л., 1989. 264 с.

SUMMARY

Taxonomic composition of the plankton algal flora and quantitative parameters of the algae development in Nero and Pleshcheevo Lakes (Upper Volga basin) were analyzed. 516 and 306 species and intraspecific taxa were found in the lakes respectively. The taxonomic diversity is formed mainly by green, diatomic and blue-green algae. As concerns the quantitative parameters, the diatomic algae dominate in Pleshcheevo Lake and the blue-greens in Nero Lake. The plankton algal floras of the lakes differ significantly by their taxonomic composition, by dominants, parameters of development of common taxa and biomass distribution in size groups.

УДК 582.33(471.23)(502.7 : 58) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© **А. Д. Потемкин, В. М. Коткова**

ПЕЧЕНОЧНИКИ МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА «ПАРК МОНРЕПО» (Г. ВЫБОРГ, ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. D. POTEMKIN, V. M. KOTKOVA. LIVERWORTS OF THE MUSEUM AND RESERVE «PARK OF MONREPOS» (TOWN OF VYBORG, LENINGRAD PROVINCE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: vera@iz6284.spb.edu
Поступила 03.09.2002

Впервые приводятся данные о печеночниках (*Hepaticae*) государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника «Парк Монрепо», расположенного на окраине г. Выборга. Выявлено 44 вида печеночников, из них *Scapania lingulata* — новый вид для Ленинградской обл., *Anastrophyllum saxicola, Metzgeria furcata, Lejeunea cavifolia*, включенные в Красную книгу Ленинградской области, и *Cephaloziella hampeana, Lophozia laxa. L. obtusa, Scapania umbrosa, Tritomaria exsectiformis, T. quinquedentata*, являющиеся редкими и/или нуждающимися в охране видами.

Ключевые слова: *Hepaticae*, редкие виды, Ленинградская обл., парк Монрепо, особо охраняемые природные территории.

Несмотря на длительную историю изучения печеночников Ленинградской обл. (Потемкин, Андреева, 1999), данные по их флоре для ряда уникальных мест области все еще отсутствуют. Одним из них является музей-заповедник «Парк Монрепо», расположенный на северной окраине г. Выборга в северо-западной части о-ва Твердыш на живописных берегах Выборгского залива около границы с Финляндией (60°43—44′ с. ш. и 28°42—44′ в. д.). Историко-архитектурный и природный музей-заповедник «Парк Монрепо» был образован в 1988 г. на основе парка XVIII—XIX вв. Он состоит из усадебно-паркового комплекса (площадью около 42 га), занимающего его центральную часть, и лесопарковой зоны (площадью около 142 га). Для территории характерен сельговый рельеф с чередованием скалистых гряд (сельг) и узких межсельговых долин. Благодаря расчлененности рельефа и быстрому стоку влаги с вершин рассматриваемая территория, несмотря на повышенное увлажнение, характеризуется слабой заболоченностью. Единственное сфагновое болото 1! вокруг

заболачиваемого небольшого озера находится в западной части музея-заповедника. Почвы в «Парке Монрепо» кислые. Наиболее благоприятный режим минерального и водного питания растений отмечается в почвах на морене у подножия сельг (Агапов и др., 1988—1989; Кищук, 2001).

Центральную часть усадебно-паркового комплекса образуют искусственные насаждения, представленные липами, кленами, березами, ольхой черной, дубами и др. На участках, граничащих с лесопарковой зоной, преобладают ели и сосны. Лесопарковая часть представлена насаждениями естественного происхождения с преобладанием сосны, ели и березы разных классов возраста (Агапов и др., 1988—1989). Здесь сохранились относительно слабо нарушенные естественные биогеоценозы — средневозрастные сосняки черничные на моренных отложениях и эллюво-деллювии гранитов и сосняки брусничные скальные на примитивных почвах, подстилаемых выходами гранитов (Нешатаев, 1993).

Для музея-заповедника «Парк Монрепо» известно 465 видов сосудистых растений (Нешатаев, 1993) и 75 видов лишайников (Малышева, 1995).

Целью настоящей работы являлось познание флоры печеночных мхов музея-заповедника «Парк Монрепо» как уникальной природной территории Ленинградской обл.

Материал и методика

Образцы печеночников были собраны авторами во 2-й половине июля 2002 г., определение выполнено А. Д. Потемкиным. Предварительное определение и отбор образцов для гербаризации проводилось в полевых условиях при помощи лупы с 18-кратным увеличением. Всего было собрано более 100 гербарных образцов. Определение велось традиционным сравнительно-морфологическим методом на свежесобранном материале.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований во флоре «Парка Монрепо» выявлено 44 вида, относящихся к 22 родам, 18 семействам, 3 порядкам и 2 подклассам класса *Hepaticae*. Из них *Scapania lingulata* является новым видом для Ленинградской обл. Кроме того, на данной территории отмечено 3 вида печеночников, включенных в «Красную книгу Ленинградской области» (2000), и 6 видов, являющихся предположительно редкими и заслуживающими охраны на территории области (Потемкин, Андреева, 1999).

Ниже приводится аннотированный список печеночников музея-заповедника «Парк Монрепо», построенный по системе, принятой Н. А. Константиновой, А. Д. Потемкиным и Р. Н. Шляковым (Konstantinova et al., 1992) с некоторыми изменениями. Объем родов принимается согласно Потемкину (Potemkin, 1993), виды в родах расположены по алфавиту. Цитирование авторства таксонов приводится по R. K. Brummitt и C. E. Powell (1992). Редкие и/или заслуживающие охраны на территории области виды выделены подчеркиванием, а виды, включенные в «Красную книгу Ленинградской области» (2000), выделены дополнительно жирным шрифтом. Для всех видов указывается встречаемость на изученной территории: редко (1—2 местонахождения), спорадически (3—7), часто (7—15), очень часто (более 15 местонахождений). Для единичных находок приводятся полные данные о местонахождении. Кроме того, указывается характер роста вида (сплошными покрытиями и/или среди других видов). Для видов, встреченных в примеси, приводятся номера сборов, заканчивающиеся знаком «+». В случае наличия только полевых наблюдений вида приводится описание местообитания без указания номера или указывается номер описания, заканчивающийся двумя знаками «#». Все собранные образцы хранятся в Бриологическом гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Подкласс ***Jungermanniidae***

Пор. ***Metzgeriales***

Сем. *Pelliaceae* H. Klinggr.

Pellia neesiana (Gottsche) Limpr. — редко: по берегу залива и в канаве у источника «Нарцисс» на сырой почве между камнями и при основании скалы небольшими сплошными покрытиями. № 070102, 130202. Мужские и женские слоевища.

Сем. *Blasiaceae* H. Klinggr.

Blasia pusilla L. — редко: у кедра близ бывшего павильона Мариентурн на сравнительно сухой почве у тропинки небольшими сплошными покрытиями. № 420202. С выводковыми чешуями и телами в «колбочках».

Сем. *Metzgeriaceae* H. Klinggr.

***Metzgeria furcata* (L.) Dumort.** — редко: у аллеи к источнику «Нарцисс» и в гроте Медузы на о-ве Мертвых на затененных вертикальных скалах небольшими сплошными покрытиями. № 010102, 430102. С выводковыми телами.

Пор. ***Jungermanniales***

Сем. *Trichocoleaceae* Nakai

Blepharostoma trichophyllum (L.) Dumort. — часто: на выступающих корнях живой ели и гнилого пня лиственного дерева, на покрытых почвой валунах и скалах с *Cephalozia lunulifolia, Lepidozia reptans, Barbilophozia attenuata* и другими печеночниками. № 100502, 101002+, 330102, 370102+, 370202+, 38##02, 390102+.

Сем. *Lophoziaceae* Cavers

Barbilophozia attenuata (Mart.) Loeske — очень часто: на влажных и сухих скалах и почве при основании скал, реже на корнях и при основании деревьев, образует сплошные покрытия или произрастает в смеси с другими печеночниками, в том числе *B. hatcheri, Lophozia longidens, Lepidozia reptans, Cephalozia bicuspidata, C. lunulifolia*. № 120102+, 12a0202, 270202, 29a0102, 370202+, 390102. Обычно с выводковыми почками, редко (№ 390102) с периантиями. Выводковые почки у растений с сухих открытых мест (№ 270202) могут частично развивать вторичную пигментацию.

B. barbata (Schmidel ex Schreb.) Loeske — очень часто: на влажных до сухих валунах и скалах, реже на почве. Один из наиболее широко распространенных и обильных в парке видов. № 020102, 050102+, 050302+, 120102+, 44##02.

B. hatcheri (A. Evans) Loeske — часто: преимущественно на сухих, реже более или менее влажных скалах, на тропе в смешанном лесу. № 050102, 050202, 100602+, 250102, 270202+, 270302, 480202. Обычно с выводковыми почками, однажды с ювенильными периантиями (№ 050102).

B. kunzeana (Huebener) Müll. Frib. — редко: на затененном валуне на берегу против о-ва Былинного большой чистой дерниной. № 550102.

Lophozia bicrenata (Schmidel ex Hoffm.) Dumort. — редко: на тропе по верхней части сельги вдоль аллеи к источнику «Нарцисс» и на берегу против о-ва Любви на открытом месте на тропе среди сосен небольшими сплошными покрытиями и отдельными стеблями. № 460102, 590102. С выводковыми почками.

L. excisa (Dicks.) Dumort. — редко: на вершине сельги над аллеей к источнику «Нарцисс» на старом, покрытом тонким слоем почвы кострище отдельными стеблями и небольшими сплошными покрытиями в смеси с *L. longiflora*. № 610102. С выводковыми почками и ювенильными периантиями.

L. laxa (Lindb.) Grolle (= *L. marchica* (Nees ex Limpr.) Steph., *L. capitata* (Hook.) Macoun subsp. *laxa* (Lindb.) Bisang) — редко: на сфагновом болоте по берегу озера в западной части территории отдельными стеблями среди сфагнума. № 530102. Амфиатлантический вид, находящийся в Ленинградской обл. на восточной границе распространения. Ранее приводился для области по данным S. Arnell (1956) на основании образцов, хранящихся в гербарии университета Хельсинки (H).

L. longidens (Lindb.) Macoun — спорадически: преимущественно на более или менее сухих скалах, на валуне в смешанном лесу небольшими чистыми дернинками и в смеси с *Barbilophozia hatcheri, B. attenuata, Lophozia silvicola* и другими печеночниками. № 120102+, 12a0102, 12a0202+, 250102+, 270202+, 490102. Всегда с выводковыми почками.

L. longiflora (Nees) Schiffn. var. *longiflora* — часто: на почве вместе с другими печеночниками и листостебельными мхами или небольшим до значительного (№ 600102) сплошным покрытием. № 140102, 370202+, 460202, 470102, 510102, 600102, 610102+. Иногда с небольшим количеством выводковых почек, однажды (№ 600102) с ювенильными периантиями и андроцеями.

L. longiflora var. *guttulata* (Lindb. et Arnell) Schljakov — редко: в лесопарковой зоне на гнилых валежных обескоренных стволах ели и сосны. № 360102, 560102.

L. obtusa (Lindb.) A. Evans — редко: у аллеи к источнику «Нарцисс» при основании валунов на тонком слое почвы. № 100802.

L. silvicola H. Buch (= *L. ventricosa* (Dicks.) Dumor. sensu Grolle, Long, 2000) — часто: на более или менее влажных скалах, валунах и почве в лесу, однажды на валуне в сфагновом болоте, небольшими сплошными покрытиями и в смеси с другими печеночниками, в том числе *L. longidens* и *L. longiflora*. № 100202, 120202, 270102, 390202, 410102, 470102+, 500102, 520102, 580102. Постоянно с выводковыми почками, однажды (№ 120202) с молодыми периантиями.

Anastrophyllum minutum (Schreb.) R. M. Schust. — спорадически: на более или менее затененных скалах, образует сплошные покрытия, иногда с примесью *A. saxicola*. № 090102, 380102, 500202. Изредка с выводковыми почками.

***A. saxicola* (Schrad.) R. M. Schust.** — спорадически: на более или менее затененных скалах, особенно обилен на стенках западной экспозиции в ущелье Св. Николауса (Вяйнемяйнена), встречается в примеси к *A. minutum* или образует сплошные покрытия. № 240202, 270202+, 380102+, 500302+.

<u>*Tritomaria exsectiformis*</u> (Breidl.) Loeske — редко: в окрестности источника «Нарцисс» на почве, на тропе в редкостойном сосновом лесу на вершине сельги и на вершине скалы над источником, на гнилой древесине среди валунов у аллеи к источнику небольшими сплошными покрытиями на тропе (№ 570102) и отдельными растениями среди *Cephalozia bicuspidata* и *Lophozia longiflora*. № 110102, 140102+, 570102. С обильными выводковыми почками.

<u>*T. quinquedentata*</u> (Huds.) H. Buch — спорадически: на скалах и почве при основании скал и валунов небольшими сплошными покрытиями. № 100402, 120302.

Сем. *Jungermanniaceae* Rchb.

Mylia anomala (Hook.) Gray — редко: в сфагновом болоте по берегу озера в западной части территории отдельными стеблями среди сфагнума, *Cladopodiella fluitans* и *Calypogeia sphagnicola*. № 540202. С выводковыми почками.

Сем. *Scapaniaceae* Mig. emend. Potemkin

Scapania curta (Mart.) Dumort. — спорадически: на обнаженной почве по краям троп и на берегу залива небольшими сплошными покрытиями. № 080202, 100702, 420102. Изредка с выводковыми почками.

S. irrigua (Nees) Nees — спорадически: на влажной обнаженной почве на берегу залива, при основании валунов и пней в лесу небольшими сплошными покрытиями. № 100902, 160102, 310302. Изредка с выводковыми почками.

S. lingulata H. Buch — часто: на влажных затененных скалах преимущественно небольшими до значительных сплошными покрытиями. Особенно обилен на стенках западной экспозиции в ущелье Св. Николауса (Вяйнемяйнена). № 100102, 1260102+, 230102, 240102, 260102, 440202, 500102. Обычно с выводковыми почками. Первое указание для области. Амфиокеанический вид, находящийся на восточной границе распространения в Европе.

S. mucronata H. Buch — редко: на скале и валунах у источника «Нарцисс», в углублениях, небольших расщелинах и на затененном основании скалы небольшими группами растений, часто вместе со *S. lingulata*, № 120402, 1260102, 1260202, 620102 (повторные сборы из разных микрониш одного местообитания). С periантиями и выводковыми почками.

S. umbrosa (Schrad.) Dumort. — спорадически: на тонком слое почвы поверх камней на склонах северной экспозиции в смешанном лесу. № 340102, 370102, 370202. С выводковыми почками и однажды (№ 370102) с андроцеями.

S. undulata (L.) Dumort. — редко: на почве вдоль берега залива в полосе прилива. № 210102, 450102. С выводковыми почками.

Сем. *Geocalycaceae* H. Klinggr.

Chiloscyphus polyanthos (L.) Corda — спорадически: на почве и гнилой древесине по берегу залива в затенении на склонах северной экспозиции. № 050302, 060102, 060202, 070202, 220102, 450202.

Ch. profundus (Nees) J. J. Engel et R. M. Schust. — часто: на почве, гнилой древесине, при основании деревьев, на скалах небольшими до значительных сплошными покрытиями и в смеси с другими печеночниками. Один из наиболее широко распространенных в парке видов. № 150102, 630102+. Часто с периантиями, изредка со спороношением.

Сем. *Plagiochilaceae* (Jörg.) Müll. Frib.

Plagiochila asplenioides (L. emend. Taylor) Dumort. s. l. (incl. *P. porelloides* (Nees) Lindenb.) — часто: на почве в лесу и при основании скал и валунов, на скалах небольшими до значительных сплошными покрытиями и в смеси с другими печеночниками. № 100602+, 101002, 130202+, 170102, 440102.

Сем. *Lepidoziaceae* Limpr.

Lepidozia reptans (L.) Dumort. — часто: при основании затененных скал и валунов, реже на почве в лесу значительными до небольших сплошными покрытиями. № 090302, 190102+, 370202+.

Сем. *Calypogeiaceae* (Müll. Frib.) Arnell

Calypogeia integristipula Steph. — спорадически: в основании вертикальной стенки валуна северной экспозиции, на почве при основании скалистой гряды в хвойном мертвопокровном лесу, среди сфагнума в сфагновом болоте небольшими сплошными покрытиями и отдельными стеблями. № 090202, 290102, 530302. С выводковыми почками.

C. sphagnicola (Arnell et J. Perss.) Warnst. et Loeske — редко: в сфагновом болоте в западной части парка отдельными стеблями среди сфагнума. № 540102, 540202+. С выводковыми почками.

Сем. *Cephaloziaceae* Mig.

Cephalozia bicuspidata (L.) Dumort. — очень часто: на обнаженной почве на тропах в парковой и лесопарковой зонах, а также по берегу залива, на гнилой древесине, скалах и покрытых почвой камнях. Один из наиболее широко распространенных видов. № 080102, 100302, 130202+, 190102+, 200102, 370102+, 370202+, 420102+, 450102+. Часто с периантиями.

C. lunulifolia (Dumort.) Dumort. — часто: на обнаженной почве в редкостойном хвойном лесу, на гнилой древесине. № 190102, 330102, 370202+, 400102+.

Cladopodiella fluitans (Nees) H. Buch — редко: в сфагновом болоте в западной части парка обильно среди сфагнума. № 530202, 540202+. С периантиями и андроцеями.

Сем. *Cephaloziellaceae* Douin

Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn. — спорадически: на почве по берегу залива, на скалах и валунах в западной части парка и на тонком слое почвы поверх старого кострища на вершине сельги, параллельной аллее к источнику «Нарцисс», небольшими сплошными покрытиями. № 080202+, 500402, 610202. С выводковыми почками, мужскими и женскими растениями.

C. hampeana (Nees) Schiffn. — редко: небольшим сплошным покрытием на почве в зоне прилива на о-ве Былинный. № 310202. С выводковыми почками, андроцеями и ювенильными периантиями.

C. rubella (Nees) Warnst. — редко: на вертикальной скале у источника «Нарцисс» в смеси с *Barbilophozia attenuata, B. barbata, Lophozia longidens, Ptilidium ciliare, Lophozia silvicola*. № 120102. С периантиями.

Сем. *Ptilidiaceae* H. Klinggr.

Ptilidium ciliare (L.) Hampe — очень часто: на скалах, валунах, почве, гнилой древесине и основании стволов сплошными покрытиями разной величины и в примеси к другим печеночникам, нередко вместе, но не в смеси с *Ptilidium pulcherrimum*. № 020202, 050102+, 120102+, 180102, 250102+, 280102, 640102. Изредка с периантиями.

P. pulcherrimum (Weber) Vain. — очень часто: на гнилой древесине и основании стволов, скалах и валунах сплошными покрытиями разной величины и в примеси к другим печеночникам, нередко вместе, но не в смеси с *Ptilidium ciliare*. № 030102, 280102+. С периантиями и мужскими растениями.

Сем. *Radulaceae* (Dumort.) Müll. Frib.

Radula complanata (L.) Dumort. — редко: на корне клена в смешанном лесу в восточной части парка отдельными растениями среди мхов. № 040102.

Сем. *Lejeuneaceae* Casares-Gil

Lejeunea cavifolia **(Ehrh.) Lindb.** — редко: в верхней части сельги вдоль аллеи к источнику «Нарцисс» на вертикальном уступе скалы на обильной хвойной подстилке среди *Chiliscyphus profundus* небольшим сплошным покрытием на хвоинке. № 630102. С периантиями.

Подкласс ***Marchantiidae***

Пор. ***Marchantiales***

Сем. *Marchantiaceae* (Bisch.) Lindl.

Marchantia polymorpha L. — спорадически: на старом кострище на заболоченном берегу напротив о-ва Мертвых, по краю канавы у скалы у источника «Нарцисс» и по берегу пруда у бывшей «Хижины отшельника» небольшими сплошными покрытиями. № 130102. С выводковыми телами.

Сем. *Ricciaceae* Rchb.

Riccia fluitans L. — редко: на о-ве Былинный на илистой почве под сухими остатками камыша в сырых местах и на открытой почве в зоне прилива. № 300102, 310102.

Подавляющее большинство из выявленных видов (42) относится к подклассу *Jungermanniidae*. Из них 39 видов относятся к порядку *Jungermanniales* и 3 — к порядку *Metzgeriales*. Подкласс *Marchantiidae* представлен всего 2 видами. Самыми крупными семействами во флоре музея-заповедника являются *Lophoziaceae* (15 видов) и *Scapaniaceae* (6). Семейства *Cephaloziaceae* и *Cephaloziellaceae* представлены 3 видами, остальные 14 семейств содержат по 1—2 вида. Бедное представительство семейств *Cephaloziaceae* и *Jungermanniaceae*, а также незначительное число эпиксильных видов может быть связано с относительной сухостью изученных лесных ценозов и ограниченным количеством в них старовозрастного валежа. Среди выявленных родов наибольшим числом видов представлены роды *Lophozia* (7 видов), *Scapania* (6 видов), *Barbilophozia* (4 вида) и *Cephaloziella* (3 вида). Остальные 18 родов представлены 1—2 видами. Наиболее обычными и ценотически значимыми видами печеночников на территории музея-заповедника являются *Barbilophozia barbata* и *Ptilidium ciliare*, часто образующие обширные покрытия на скалах и валунах, *Cephalozia bicuspidata*, обильно развивающаяся по лесным тропам, *Chiloscyphus profundus* и *Ptilidium pulcherrimum*, формирующие обширные обрастания при основании стволов и на валеже.

Ряд отмеченных в парке видов имеют единичные местонахождения на данной территории. К ним относятся *Barbilophozia kunzeana, Blasia pusilla, Calypogeia sphagnicola, Cephaloziella hampeana, C. rubella, Cladopodiella fluitans, Lophozia laxa, L. obtusa, Lejeunea cavifolia, Mylia anomala, Radula complanata, Riccia fluitans, Scapania mucronata*. Находки значительной части этих видов, приурочены к 3 местообитаниям: сфагновому болоту в западной части парка (*Calypogeia sphagnicola, Lophozia laxa, Cladopodiella fluitans*), скале близ источника «Нарцисс» и прилежащим частям сельги (*Cephaloziella rubella, Lejeunea cavifolia, Lophozia obtusa, Scapania mucronata*), прибрежной части о-ва Былинный (*Cephaloziella hampeana, Riccia fluitans*).

Следует обратить также внимание на местонахождения «краснокнижных» и новых для области печеночников. К ним относятся: (1) скалистый выход справа от аллеи к источнику «Нарцисс» и (2) грот Медузы (*Metzgeria furcata*), (3) ущелье св. Николауса (Вяйнемяйнена) (*Anastrophyllum saxicola, Scapania lingulata*), (4) скала и близлежащие части сельги у источника «Нарцисс» (*Lejeunea cavifolia, Scapania lingulata*), сфагновое болото в западной части парка (*Lophozia laxa*). Виды *Lejeunea cavifolia, Lophozia laxa* и *Scapania lingulata* являются редкими не только в Ленинградской обл., но и в России в целом. Последние два вида характеризуются приокеаническими ареалами и их находки в «Парке Монрепо» лежат на восточной границе распространения в Европе.

Указанные выше факты подтверждают значение «Парка Монрепо» как природного, а не только историко-архитектурного музея-заповедника. Они свидетельствуют о необходимости охраны природы парка и особенно редких для области скальных местообитаний мохообразных. В связи с этим следует подчеркнуть необходимость включения территории музея-заповедника в следующее издание Красной книги Ленинградской обл., поскольку «Парк Монрепо» не был включен в обзор особо охраняемых природных территорий области (Красная книга..., 1999).

Благодарности

Выражаем глубокую признательность Т. М. Зинчук за помощь в организации работ в парке Монрепо и ценные советы по подготовке настоящей статьи, а также А. В. Шеину. Работа выполнена при поддержке С.-Петербургского научного центра РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапов Ю. И., Бурневский Ю. И., Максимов В. А. и др. Государственный историко-архитектурный природный музей-заповедник «Парк Монрепо». Проект лечебно-оздоровительных мероприятий (пояснительная записка). Гос. комитет СССР по лесу. 1988—1989. 147 с.

Кищук А. А. Парк Монрепо в Выборге. СПб., 2001. 152 с.

Красная книга природы Ленинградской области. Т. 1. Особо охраняемые природные территории / Под ред. Ю. Ф. Фомина. СПб., 1999. 352 с.; Т. 2. Растения и грибы / Под ред. Г. А. Носкова. СПб., 2000. 672 с.

Малышева Н. В. Лихенофлора музея-заповедника «Парк Монрепо» // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 17—25.

Нешатаев В. Ю. Комплексное биогеоценологическое обследование и картографирование Государственного историко-архитектурного и природного музея-заповедника «Парк Монрепо». СПб., 1993. 245 с. (Рукопись, место хранения — музей-заповедник «Парк Монрепо»).

Потемкин А. Д., Андреева Е. Н. Печеночники и антоцеротовые Ленинградской области // Тр. Санкт-Петербургского Общества естествоиспытателей. СПб., 1999. Сер. 6. Т. 2. С. 261—270.

Arnell S. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia, 1. *Hepaticae*. Lund, 1956. 308 p.

Brummitt R. K., Powell C. E. Authors of plant names. Kew, 1992. 732 p.

Grolle R., Long D. G. An annotated check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of Europe and Macaronesia // J. Bryology. 2000. Vol. 22. P. 102—140.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Potemkin A. D. The *Hepaticae* of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

SUMMARY

Data on liverworts of State Historical, Architectural and Natural Museum and Preserve «Park of Monrepos» are provided for the first time. «Park of Monrepos» is situated in the suburbs of town of Vyborg, NW of Leningrad Province. 44 liverwort species were revealed in «Park of Monrepos», including *Scapania lingulata* recorded for the first time for the Leningrad Province, *Anastrophyllum saxicola, Metzgeria furcata, Lejeunea cavifolia* included in Red Data Book of the Leningrad Province and *Cephaloziella hampeana, Lophozia laxa, L. obtusa, Scapania umbrosa, Tritomaria exsectiformis, T. quinquedentata* listed as presumably rare and/or need protection in the province. Localities of *Scapania lingulata* and *Lophozia laxa* are situated at the eastern limit of distribution of these suboceanic species in Europe. This forms a basis to recommend including «Park of Monrepos» in the list of protected areas in the next edition of Red Data Book of the Leningrad Province.

© М. В. Дулин, Н. А. Константинова, В. А. Бакалин

К ФЛОРЕ ПЕЧЕНОЧНИКОВ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

M. V. DULIN, N. A. KONSTANTINOVA, V. A. BAKALIN. TO THE LIVERWORT FLORA OF THE KOMI REPUBLIC

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Тел.: (8212) 24-50-12
Факт: (8212) 42-01-63
E-mail: dulin@ib.komisc.ru
Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
Тел.: (815231) 52-74-2
E-mail: nadya_k@aprec.ru; v_bak@aprec.ru
Поступила 26.06.2002

В работе приводятся 7 новых для Республики Коми таксонов печеночников (*Calypogeia suecica, Geocalyx graveolens, Harpanthus scutatus, Lophozia pellucida, L. pellucida* var. *rubrigemma, L. savicziae, Schistochilopsis hyperarctica*). Обнародована новая комбинация с изменением таксономического статуса для *Lophozia pellucida* var. *rubrigemma*. Сообщается о новых находках 8 редких на территории республики печеночников: *Anastrophyllum michauxii, Cephalozia macounii, Jungermannia pumila, Liochlaena lanceolata, Lophozia perssonii, Mannia pilosa, Marchantia aquatica* и *Odontoschisma denudatum*.
Ключевые слова: Республика Коми, новые и редкие виды, печеночники.

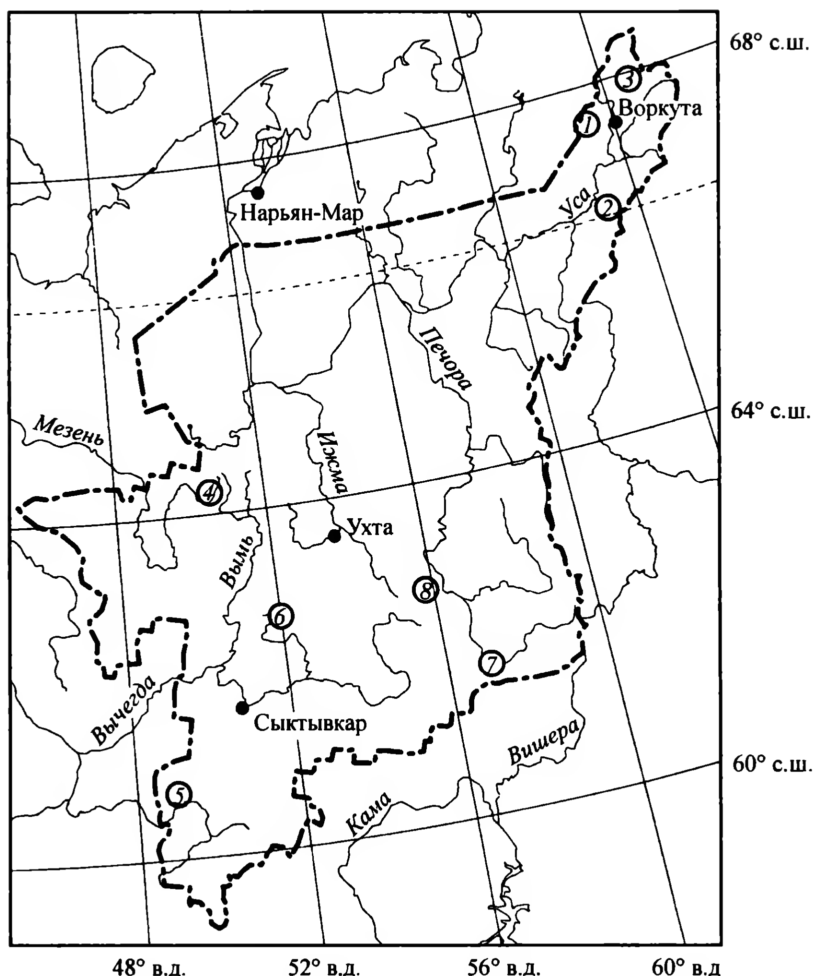
Наиболее ранние сведения о печеночниках республики Коми относятся к концу XIX—началу XX в. В этот период в Вологодской губернии (включая южную и центральную части современной Республики Коми) работали экспедиции Русского географического общества. Первые данные о 9 видах печеночников, встречающихся на территории республики, были опубликованы одним из участников этих экспедиций Э. Циккендратом в труде «Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands» (Zickendrat, 1900). Большой вклад в изучение флоры печеночников Коми края внес Р. Р. Поле. На основании значительной коллекции, определенной X. Арнеллем, он публикует крупную обобщающую работу «К флоре мхов Северной России» (Поле, 1915), содержащую сведения о распространении на территории республики 37 видов печеночников. После длительного перерыва, характеризующегося интенсивным накоплением гербарных материалов и публикацией в геоботанических сводках лишь обычных широко распространенных видов, начинается (с 70-х годов XX в.) более или менее планомерное изучение флоры печеночников Республики Коми. Выходит серия работ (Зиновьева, 1973; Кильдюшевский, Железнова, 1974; Кильдюшевский, 1975; Железнова, Кильдюшевский, 1976; Железнова, 1978, 1982, 1985; Железнова, Шубина, 1997; Бакалин и др. ..., 2001), внесших существенный вклад в изучение видового разнообразия печеночников края.

Тем не менее видовой состав флоры печеночников республики выявлен далеко не полностью (ориентировочно 160 видов), недостаточно хорошо изучены распространение и экология видов.

Результаты, изложенные в настоящей статье, получены в ходе ревизии гербарных образцов рода *Lophozia* (Dumort.) Dumort. из гербария споровых растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и обработки сборов 1999—2001 гг. М. В. Дулина, сделанных в среднетаежной подзоне республики (см. рисунок).

Большая часть образцов хранится в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO) и гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (KPABG). Дублеты нижеприведенных видов переданы в гербарий ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (LE).

В списках виды приводятся по алфавиту, названия даются по работе Константиновой с соавт. (1992) с некоторыми поправками в соответствии с более позд-



Пункты сбора печеночников в Республике Коми (пояснения в тексте).

ними публикациями (Konstantinova, Vasiljev, 1994; Grolle, Long, 2000; Bakalin, 2001).

Для каждого вида цифрами указываются: географическое положение основных мест сбора (описания даются ниже), коллектор (И.К. — И.Д. Кильдюшевский, Г.Ж. — Г.В. Железнова, М.Д. — М.В. Дулин), дата сбора, условия произрастания, наличие органов полового и бесполого размножения и сопутствующие виды печеночников. Для некоторых видов комментарии включают данные о морфологических особенностях растений.

Основные пункты сбора:

Подзона южных тундр:

1. Большеземельская тундра, Воркутинский р-н, северная часть оз. Большой Харбей (67°35′N; 62°52′E); 18 VII 1969. И.К. и Г.Ж.

2. Большеземельская тундра, Воркутинский р-н, 0.5 км к югу от пос. Хальмер-Ю, вершина холма (67°55′N; 64°48′E); 30 VII 1969. И.К. и Г.Ж.

Южная лесотундра:

3. Большеземельская тундра, Воркутинский р-н, окр. пос. Сивомаскинский. Стационар КФАН Юнь-Яга (66°35′N; 63°05′E); 24 VII 1968. И. К.

Подзона северной тайги:

4. Средний Тиман, Удорский р-н, р. Косью, 13.5 км от устья, левый берег, юго-восточный склон, отвесные скалы, сложенные кварцитами (64°15′N; 50°33′E); 10 VII 1974. Г. Ж.

Подзона средней тайги:

5. Мезенско-Вычегодская равнина, Прилузский р-н, заказник «Порубский», окр. с. Поруб-Кеповская:
а) 6 км на северо-северо-восток от села, верховья ручья Яким (60°48′N; 49°01′E); 25 VII 2001. М. Д.
б) 4 км на северо-восток от села (60°48′N; 49°00′E); 26 VII 2001. М. Д.
в) 2 км на юго-запад от села, правый берег р. Поруб (60°45′N; 48°57′E); 27 VII 2001. М. Д.
г) 18-й км трассы Занулье-Спаспоруб, левый берег р. Деб (60°40′N; 49°11′E); 28 VII 2001. М. Д.
6. Мезенско-Вычегодская равнина, Княжпогостский р-н, заказник «Синдорский», юго-восточная часть оз. Синдорское:
а) 2.5 км на юго-восток от устья р. Угум, правый берег реки (62°41′N; 52°01′E); 6 VIII 2000. М. Д.
б) 1.5 км на северо-восток от устья р. Угум, юго-восточный берег оз. Синдорское (62°45′N; 52°00′E); 5 VIII 2000. М. Д.
в) 3 км на юго-восток от устья р. Угум, правый берег реки (62°41′N; 52°01′E); 6 VIII 2000. М. Д.
7. Припечорская низменность, Троицко-Печорский р-н, Печоро-Илычский биосферный заповедник, окр. пос. Якша, правый берег р. Печора:
а) 4 км на северо-восток-восток от устья р. Стариковая, на правом берегу р. Стариковая (61°45′N; 57°07′E); 31 VII 1999. М. Д.
б) 11 км на юго-восток от пос. Якша, Гасников затон (61°44′N; 56°59′E); 6—7 VIII 1999. М. Д.
в) 15 км на юго-восток от пос. Якша, правый берег Волосницкой старицы (61°43′N; 57°03′E); 3—5 VIII 1999. М. Д.
г) 12 км на юго-восток от пос. Якша, Перевалка (61°46′N; 57°03′E); 2 VIII 1999. М. Д.
д) 2 км на северо-запад от устья р. Стариковая в сторону Перевалки, долина ручья (61°45′N; 57°05′E); 8 VIII 1999. М. Д.
8. Южный Тиман, Троицко-Печорский р-н, заказник «Сойвинский», окр. пос. Нижняя Омра:
а) 1 км на юго-восток от поселка, левый берег р. Сойва (62°45′N; 55°49′E); 23 VI 2001. М. Д.
б) 2.5 км на юго-восток-восток от поселка, правый берег р. Нижняя Омра (62°46′N; 55°51′E); 25 VI 2001. М. Д.
в) 2.5 км на юго-запад от поселка, левый берег р. Сойва (62°45′N; 55°46′E); 26 VI 2001. М. Д.

Новые для Республики Коми таксоны печеночников

Calypogeia suecica (Arnell et J. Perss.) Müll. Frib. — 5а, в; 6б; 7б, в, г, д: Прибрежные влажные сосново-еловые, елово-пихтовые кустарничково-сфагновые, разнотравные и зеленомошные леса, ельники папоротниково-зеленомошные и папоротниково-крупнотравные, сосняки чернично-зеленомошные, осинники разнотравные. На валеже (на стволах поваленных деревьев), обычно в смеси с *Cephalozia bicuspidata*, *Cephalozia lunulifolia*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Lophocolea heterophylla*, *Calypogeia muelleriana* и др. Часто с выводковыми почками.

Бореальный, преимущественно европейско-американский вид. Вероятно, нередок в таежной зоне европейской части России и, несомненно, распространен значительно шире, чем это отражено в литературе (Константинова и др., 1992).

Geocalyx graveolens (Schrad.) Nees — 5а, б; 6а, б, в; 7а: В сырых и заболоченных прибрежных (елово-сосновых, сосново-еловых, елово-березовых, сосново-березово-еловых) разнотравных, кустарничково-моховых (в том числе и сфагновых) лесах, заболоченных сосняках, осинниках. На валеже, пнях, почве. Вероятно, нередок в республике, по крайней мере в подзоне южной и средней тайги. Иногда образует чистые (без примеси других видов) куртинки. Чаще в смеси с другими печеночниками, обычно с *Blepharostoma trichophyllum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cephalozia lunulifolia*, *Calypogeia integristipula*, *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla* и др.

Не редкий для таежной зоны печеночник, характеризующийся почти циркумполярным распространением. Ранее в Республике Коми не был выявлен, поскольку указание вида для окр. г. Воркута (Кильдюшевский, 1975) ошибочно и относится к *Leiocola alpestris* (Шляков, 1979).

Harpanthus scutatus (F. Weber et D. Mohr) Spruce — 6а, в: Прибрежный сосново-березово-еловый крупнотравный лес, на гниющем стволе поваленного дерева и березово-сосновый сабельниково-вахтовый сфагновый прибрежный лес, на мелкоземе, покрывающем корни поваленной сосны. Небольшая чистая куртинка; многие побеги формируют характерные для вида выводковые почки.

Неморальный приокеанический вид (Константинова, 2000). Ранее ошибочно приводился И. Д. Кильдюшевским (1975) из окр. Воркуты (Шляков, 1979). Распространение этого печеночника в России изучено недостаточно хорошо, поэтому новое местонахождение на европейском северо-востоке представляет определенный интерес.

Lophozia pellucida R. M. Schust. — 8б: По берегу реки на почве между камнями и на влажных уступах выходов известняков. В нескольких образцах выявлены немногочисленные побеги вида вместе с другими преимущественно кальцефильными и базифильными видами печеночников: *Arnellia fennica*, *Leiocolea gillmanii*, *L. alpestris*, *Preissia quadrata*, *Pellia endiviifolia*, *Scapania gymnostomophila*, *Orthocaulis quadrilobus*, *Tritomaria scitula* и др. Представлен типичной разновидностью с характерными для нее достаточно крупными клетками листа: (30) 34—39 (43—47) × (30—34) 39—43 (47—51) мкм; 1—2-клеточными (от небольших 17—26 × 26—30 до относительно крупных 26—30 (32) × 30—39 (43) мкм) многоугольными (до звездчатых и треугольных) выводковыми почками, окраска которых варьирует в зависимости от уровня освещенности от бесцветной, зеленоватой и светло-золотистой (в условиях затенения на каменистых уступах скалы) до зеленовато-бурой, иногда с красноватым оттенком (в условиях более сильного освещения по берегу реки).

Малоизвестный арктический почти циркумполярный вид, на территории Европейской части России ранее указывался лишь с севера Архангельской обл. (Константинова, Лавриненко, 2002).

***L. pellucida* var. *rubrigemma* (R. M. Schust.) Bakalin comb. nov., stat. nov.** — Basionim: *Lophozia rubrigemma* R. M. Schust. Hep. Anth. N. Amer. 2:621. 1969. — На острове, на оползневом склоне к озеру, на почве (18 VII 1969, И. К., Г. Ж.). В образце несколько побегов с выводковыми почками и периантием. В гербарии SYKO образец хранится как *Lophozia excisa* var. *grandiretis* S. W. Arnell и под этим названием приводится в статье И. Д. Кильдюшевского (1975).

Малоизвестный арктический таксон (Константинова, 2000). Вторая находка в континентальной Европе, ранее указывался для Мурманской обл. (Константинова, 1990).

Разъяснения по поводу изменения статуса *Lophozia rubrigemma* будут даны В. А. Бакалиным в отдельной статье.

L. savicziae Schljakov — 2: Комплексное болото на водоразделе, на буграх с деградирующим торфом; небольшая куртинка без примеси других видов. 3: Мелкозлаковая мохово-лишайниковая тундра с зачаточными пятнами; несколько побегов в смеси с *Diplophyllum taxifolim*. 4: обнажение кварцитов, на мелкоземе между скалами; несколько побегов в смеси с *Lophozia sudetica*. Везде с выводковыми почками, в одном образце — с антеридиями. Все образцы в гербарии хранились как *Lophozia groenlandica* (Nees) Macoun.

Является сравнительно недавно описанным (Шляков, 1973) малоизвестным арктическим таксоном с почти циркумполярным ареалом (Константинова, 2000). Точки нахождения *Lophozia savicziae* в Республике Коми заполняют «белое пятно» в распространении вида на востоке Европы.

Schistochilopsis hyperarctica (R. M. Schust.) Konstantinova — 8a: Выходы известняков, влажная тенистая ниша в скале, на мелкоземе; небольшая чистая куртинка. 8б: Выходы известняков, влажные уступы скал; малочисленные побеги в дерновинках с преобладанием *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen (в примеси *Leiocolea collaris* (Nees) Schljakov).

В образцах много растений типичного облика. Побеги распростертые ярко-зеленые с очень широким темным (без признаков пурпуровой окраски) стеблем (550) 750—850 (1000) мкм шир. (при ширине побегов от 1500 до 2200 мкм), с мелкими по сравнению со стеблем тупозаостренными незубчатыми зелеными или золотисто-желтоватыми листьями. Клетки листа (26—30) 34—40 (43—47) × (35—43)47—60(65—73)мкм. Многие побеги с 2-клеточными, бесцветными или зеленоватыми, многоугольными (до звездчатых) выводковыми почками (22)26—30(34) × (22—26) 30—35 (39—43) мкм.

Вид может быть спутан со *Schistochilopsis opacifolia* (Meylan) Konstantinova, от которого отличается прежде всего отсутствием микоризы в брюшной части стебля и развитием черновато-бурой окраски брюшной части стебля за счет пигментации клеточных стенок стебля; неплазмолизирующим содержимым клеток, придающим растениям более прозрачный, не матовый облик; развитием коричневатой пигментации дистальных частей верхних листьев, а также обычно более широкими листьями и сильно уплощенным стеблем. Вместе с тем следует отметить, что *S. opacifolia* иногда образует формы со сходным образом уплощенным, коричневым на брюшной стороне стеблем и широкими листьями, иногда коричневатыми в дистальных частях. Такие формы отличаются от *S. hyperarctica* иной природой возникновения коричневой окраски, связанной не с пигментацией клеточных стенок, а с жухлостью дистальных частей листьев и развитием обильной коричнево окрашенной микоризы. Вместе с тем следует отметить, что, согласно Шустеру (Schuster, 1969), *S. hyperarctica* развивает сравнительно малочисленные (6-21), более крупные (4—5 × 5—8 мкм) масляные тела отчетливо зернистого строения в отличии от *S. opacifolia*, имеющей значительно более многочисленные (25—60), мелкие (1.8—3 мкм), почти гомогенные масляные тела. Несколько различаются виды и экологически: *S. hyperarctica* является облигатным кальцефилом, тогда как *S. opacifolia* — кальций толерантный вид.

По облику вид также немного напоминает *Schistochilopsis grandiretis* (Lindb.) Konstantinova, который, однако, ясно отличаѐтся красно-буро до пурпурово окрашенной брюшной стороной стебля и значительно более крупными клетками листьев.

Слабоизученный арктический кальцефильный вид с неясным распространением (Константинова, 2000). В России приводится для Пинежского заповедника (Ваня, Игнатов, 1993). Указание вида для Чукотского п-ова сомнительно, все остальные указания вида для России ошибочны (Konstantinova, Potemkin, 1996).

Новые местонахождения редких для территории Республики Коми видов печеночников

Anastrophyllum michauxii (F. Weber) H. Buch — 5a: Ельник папоротниковый зеленомошный, на валеже; немного, в смеси с *Blepharostoma trichophyllum*, *Calypogeia muelleriana*, *Lophocolea heterophylla*, *Lophozia longidens*. Представлены как антеридиальные растения, так и растения с периантиями и спорогонами.

Монтанный почти циркумполярный вид. В России он нередок в южной Сибири (Konstantinova, Vasiljev, 1994; Vana, Ignatov, 1995; Казановский, Потемкин, 1995; и др.), встречается на Кавказе и на юге Дальнего Востока, а также на Северном и Южном Урале (Константинова и др., 1992). Недавно был найден и в предгорьях Северного Урала (Бакалин и др., 2001; Дулин, 2001). Приведенное выше местонахождение вида единственное в равнинной части Европейской России.

Cephalozia macounii (Austin) Austin — 7д: Ельник приручейный черничный зеленомошный, на гниющей древесине ствола поваленного дерева. С периантиями и спорогонами. Немного по краю куртины с преобладанием *Cephalozia lunulifolia* и *Cephalozia bicuspidata* с небольшой примесью *Lophozia silvicola* и *Ptilidium pulcherrimum*.

Редкий вид, включенный как «vulnerable» в «Красную книгу мохообразных Европы» (Red data..., 1995) и «Красную книгу Республики Коми» (1998). Ранее был собран только в Удорском р-не на р. Елва Мезенская (Железнова, 1985). Бореальный циркумполярный вид с сильно разорванным ареалом. В России известен из единичных местонахождений: Карелия, Республика Коми, Енисей (Шляков, 1979), в 2001 г. найден в Кузнецком Алатау (Константинова, 2002). Очень мелкий печеночник, приуроченный к первым стадиям зарастания гниющей древесины хвойных пород, вероятно, пропускается при сборах.

Jungermannia pumila With. — 8б: По берегу, на почве между камнями; несколько побегов с андроцеями и периантиями (пареция) в образце с преобладанием *Pellia endiviifolia*.

Арктомонтанный циркумполярный вид. Ранее был найден только на территории Удорского р-на в верхнем течении р. Мезень (Железнова, 1985). Мелкий печеночник, вероятно, пропускаемый при сборах и определении.

Liochlaena lanceolata Nees — 5г: Осинник разнотравный (влажная папоротниково-таволговая ложбина), на валеже; в нескольких образцах с антеридиями, периантиями и спорогонами; в смеси с *Chiloscyphus pallescens*, *Calypogeia muellerana* и *Lophocolea heterophylla*. 5б: Березняк осоково-хвощово-черничный сфагновый, на гниющей древесине; несколько побегов с андроцеями и периантиями (пареция); в смеси с *Cephalozia lunulifolia*.

Бореальный, преимущественно европейско-американский вид, вероятно не редкий в таежной зоне. До сих пор указывался только для окр. с. Няша-бож в Ижемском р-не (Кильдюшевский, 1975).

Lophozia perssonii H. Buch et S. W. Arnell — 8в: Крутая каменистая осыпь поросшая сосной, березой и осиной, влажная тенистая ниша между камнями, на мелкоземе. Отмечены выводковые почки и периантии.

Вид обнаружен лишь на Среднем Тимане, в частности на скалистых обнажениях рек Пижма и Цильма (Железнова, 1985). Очень мелкий печеночник, вероятно, пропускаемый при сборах.

Mannia pilosa (Hornem.) Frey et Clark — 8а: выходы известняков, влажная тенистая ниша в скале, на мелкоземе. 8б: выходы известняков, влажная ниша в скале, на мелкоземе. В образцах отмечены архегониальные подставки.

До сих пор было известно лишь одно местонахождение этого печеночника в среднем течении р. Белая Кедва (Железнова, 1985). Арктомонтанный циркумполярный кальцефильный вид, дизъюнкции, в распространении которого объясняются, скорее всего, прерывистостью подходящих местообитаний и слабой изученностью большей части территории России.

Marchantia aquatica (Nees) Burgeff — 5в: На песчаной почве по берегу ручья Тошшель. Ранее этот вид указывался лишь из Печоро-Илычского биосферного заповедника (Бакалин и др., 2001). Таксон часто рассматривается как подвид, разновидность (Bischler-Cause, 1993; Paton, 1999) или даже форма (Müller, 1951—1958), поэтому распространение его неясно. Скорее всего, имеет циркумполярный ареал.

Odontoschisma denudatum (Mart.) Dumort. — 7в: Окраина верхового сфагнового болота, экотонная полоса между болотом и сосновым лесом, на почве в ветровальной

яме; несколько побегов с выводковыми почками в куртинке с преобладанием *Gymnocolea inflata*.

Неморальный приокеанический печеночник. Был известен из окр. с. Дон в Усть-Куломском р-не (Дулин, 2001).

Благодарности

Авторы глубоко признательны А. Д. Потемкину за критический просмотр статьи и помощь в подготовке дифференциального описания *Schistochilopsis hyperarctica* и А. Н. Савченко за выполнение электронной версии рисунка.

Работа Н. А. Константиновой и В. А. Бакалина выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48874).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакалин В. А., Константинова Н. А., Железнова Г. В. К флоре печеночников Северного Урала (Республика Коми) // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях европейского Северо-Востока: Тр. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2001. № 165. С. 208—216.

Ваня Й., Игнатов М. С. Печеночники Пинежского заповедника (Архангельская область) и общий очерк его бриофлоры // Бюл. ГБС. М., 1993. № 167. С. 29—35.

Дулин М. В. Новые находки редких и интересных печеночников на территории Республики Коми (северо-восток Европейской России) // Arctoa. 2001. N 10. С. 27—30.

Железнова Г. В. Мохообразные окрестностей Харбейских озер // Флора и фауна водоемов Крайнего Севера. Л., 1978. С. 26—31, 151—161.

Железнова Г. В. Бриофлора юго-восточной части Большеземельской тундры // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1982. № 49. С. 95—108.

Железнова Г. В. К флоре печеночных мхов Среднего Тимана (Коми АССР) // Новости сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 223—229.

Железнова Г. В., Кильдюшевский И. Д. Бриофлора лугов Коми АССР // Вопросы северного луговодства. Тр. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1976. № 30. С. 12—22.

Железнова Г. В., Шубина Т. П. Бриофлора Печоро-Илычского биосферного заповедника // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. С. 177—210.

Зиновьева Л. А. К флоре печеночных мхов Полярного и Северного Урала // Уч. зап. Пермского гос. ун-та, ботаника. 1973. Т. 263. С. 14—37.

Казановский С. Г., Потемкин А. Д. К флоре печеночников хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости сист. низш. раст. 1995. Т. 30. С. 98—110.

Кильдюшевский И. Д., Железнова Г. В. К бриофлоре Коми АССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 849—858.

Кильдюшевский И. Д. К флоре печеночников Коми АССР // Новости сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 301—306.

Константинова Н. А. Новые находки редких видов печеночников из Мурманской области (северо-запад СССР) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 9. С. 1306—1308.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1—2). С. 87—127.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников севера голарктики // Arctoa. 2000. N 9. С. 29—94.

Константинова Н. А. Редкие и интересные виды печеночников (*Hepaticae*) в заповеднике Кузнецкий Алатау. 2002. Вестн. Томского гос. университета. Приложение. № 2. С. 28—31.

Константинова Н. А., Лавриненко О. В. Печеночники Ненецкого автономного округа // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 43—50.

Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. М., 1998. 528 с.

Поле Р. Р. Материалы для познания растительности северной России: К флоре мхов северной России // Тр. Имп. Бот. сада Петра Великого. Петроград. 1915. Т. 33. Вып. 1. 148 с.

Шляков Р. Н. Систематические заметки по семейству *Lophoziaceae* Cavers // Новости сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 287—302.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1979. Вып. 2. 191 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1982. Вып. 5. 195 с.

Шляков Р. Н., Константинова Н. А. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 226 с.

Bakalin V. A. Notes on *Lophozia* III. Some taxonomic problems in *Lophozia* sect. *Lophozia* // Arctoa. 2001. N 10. P. 207—218.

Bischler-Causses H., Boisselier-Dubayle M. C. Lectotypification of *Marchantia polymorpha* L. // J. Bryol. 1991. N 16. P. 361—365.

Grolle R., Long D. G. An annotated check-list of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of Europe and Macaronesia // J. Bryol. 2000. Vol. 22. N 2. P. 103—140.

Konstantinova N. A., Vasiljev A. N. On the hepatic flora of Sayan Mountains (South Siberia) // Arctoa. 1994. N 3. P. 123—132.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D. Liverworts of the Russian Arctic: an annotated checklist and bibliography // Arctoa. 1996. N 6. P. 125—150.

Müller K. Die Lebermoose Europas (*Musci hepatici*). In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Leipzig, 1951—1958. 1365 p.

Paton J. A. The liverwort flora of the British Isles. 1999. 626 p.

Red Data Book of European Bryophytes. Trondheim, 1995. 291 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meredian. New-York-London, 1969. 1062 p.

Vana J., Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. Preliminary list of Altaian hepatics // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 1—14.

Zickendrath E. Beiträge zur Kenntnis der Moosflora Russlands. 2 // Bull. Soc. Nat. Moscou. N.S., 1900. Bd 14. N 3. S. 241—366.

SUMMARY

Seven liverworts: *Calypogeia suecia* (Arnell et J. Perss.) K. Müll. Frib., *Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees, *Harpanthus scutatus* (F. Weber et D. Mohr.) Spruce, *Lophozia pellucida* R. M. Schust., *L. pellucida* var. *rubrigemma* (R. M. Schust.) Bakalin comb. nov., stat. nov., *L. savicziae* Schljakov, *Schistochilopsis hyperarctica* (R. M. Schust.) Konstantinova are reported for the first time for the Komi Republic. New localities for some species rare in the region (*Anastrophyllum michauxii* (F. Weber) H. Buch, *Cephalozia macounii* (Austin) Austin, *Jungermannia pumila* With., *Liochlaena lanceolata* Nees, *Lophozia perssonii* H. Buch et S. W. Arnell, *Mannia pilosa* (Hornem.) Frey et Clark, *Marchantia aquatica* (Nees) Burgeff and *Odontoschisma denudatum* (Mart.) Dumort) are given.

УДК 581 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© А. С. Беэр

СТРУКТУРА СИНФЛОРЕСЦЕНЦИЙ У ВИДОВ СЕКЦИИ *CAMPESTRES* РОДА *ARTEMISIA* L. (*ASTERACEAE*) И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ГРУППЫ

A. S. BEER. SYNFLORESCENCE STRUCTURE IN SPECIES OF THE SECTION *CAMPESTRES* OF *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) AND ITS SIGNIFICANCE FOR TAXONOMY OF THE GROUP

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119899 Москва, Воробьевы горы
Факс: +7 (095) 939-18-27
E-mail: abeer@herba.msu.ru
Поступила 22.08.2002

Проведен анализ соцветий европейских видов рода *Artemisia* L. секции *Campestres* Korobkov подрода *Dracunculus* (Bess.) Petrem.: *A. campestris* L., *A. marschalliana* Spreng., *A. tschernieviana* Bess., *A. arenaria* DC. с применением типологического подхода Вильгельма Тролля. Установлен ряд новых конструктивных особенностей синфлоресценций изученных видов. Применение типологического подхода позволило выявить определенную зону в синфлоресценции — закрытую кисть из корзинок, в пределах которой наилучшим образом видны отличия в строении соцветия между видами. Выявлен ряд новых существенных признаков четко разграничивающих изученные виды: наличие/отсутствие сериальных комплексов в синфлоресценции, взаиморасположение корзинок в пределах закрытой кисти и др. Анализ структуры синфлоресценции показал, что изученные виды распадаются на две группы, отличающиеся по целому комплексу признаков. В первую группу попадают *A. campestris* и *A. marschalliana*, а во вторую — *A. tschernieviana* и *A. arenaria*, что подтверждает выводы И. М. Крашенинникова, относившего эти виды к разным циклам подрода *Dracunculus*.

Ключевые слова: синфлоресценция, соцветие, типологический подход, систематика, ключ для определения, *Artemisia*, секц. *Campestres*, *Asteraceae*.

Род *Artemisia* L. считается самым крупным в трибе *Anthemideae* Cass. и одним из самых больших в сем. *Asteraceae*. По разным оценкам, он включает от 200 до 500 видов (Коробков, 1981; Torrel et al., 1999). Причина столь сильного разброса мнений относительно объема рода кроется в полиморфизме большинства полыней. Одной из сложных для систематики групп является секц. *Campestres* Korobkov подрода *Dracunculus* (Bess.) Peterm. Различия между многими видами секции крайне незначительны и зачастую связаны с количественными признаками. У большинства представителей секции наблюдается сильно выраженная морфологическая изменчивость. Это затрудняет их диагностику и приводит к разноречивости трактовок морфологических границ и объема видов секции.

На территории Европейской России произрастает, по наиболее распространенным оценкам, 4 представителя секции: типовой вид секц. *Artemisia campestris* L., *A. marschalliana* Spreng., *A. tschernieviana* Bess., *A. arenaria* DC. (Крашенинников, 1946; Поляков, 1961; Цвелёв, 1964; Tutin et al., 1976; Леонова, 1994). Вследствие различного понимания систематики объема и морфологических границ этих таксонов многие авторы их объединяют в различных комбинациях (Поляков, 1961; Леонова, 1994; Определитель..., 1995), другие же дробят указанные виды на ряд более мелких. Так, на северной границе распространения *A. marschalliana* П. А. Смирновым (1958) была описана *A. propinqua* P. Smirn., отличающаяся от типичной *A. marschalliana* узкопирамидальным соцветием. В Ленинградской обл. в окр. Онежского оз. отмечается *A. bottnica* Lundstr. ex Kindb. (Цвелёв, 2000), обладающая по сравнению с *A. campestris* более крупными корзинками и опушением.

В самых первых работах, посвященных этой группе, виды выделялись по особенностям жизненной формы (Besser, 1835; de Candolle, 1837). Однако из-за трудностей, связанных с определением по этому признаку, от него пришлось отказаться. В настоящее время определение ведется в основном по особенностям опушения, степени рассеченности листьев, по форме и размерам корзинок, числу цветков в них, по строению соцветия (Крашенинников, 1946; Поляков, 1961). Последнему признаку традиционно придается большое значение.

По общему габитусу соцветие полыней описывается монографами рода как метельчатое, метельчато-колосовидное, колосовидное, кистевидное (Крашенинников, 1946; Поляков, 1961; Леонова, 1994). Так, П. П. Поляков (1961) во «Флоре СССР» дает следующую характеристику соцветий изучаемых видов: соцветие *A. campestris* удлиненное, довольно узкое, пирамидально-метельчатое; корзинки в нем многочисленные, вверх направленные, сидячие, скученные на веточках в более или менее плотные или рыхлые колосья. *A. marschalliana* для Европейской части автор не выделяет и рассматривает ее в качестве разновидности *A. campestris* var. *marschalliana* (Spreng.) Poljak., распространенной в степном Казахстане. Для нее характерно довольное узкое, колосовидно-метельчатое соцветие с сильно сближенными, колосовидно собранными корзинками на веточках соцветия. Соцветие *A. arenaria* раскидистое, метельчатое. Корзинки на коротких ножках, собраны рыхлыми или довольно плотными кистями. Соцветие *A. tschernieviana* Bess. отличается от такового предыдущего вида удлиненными веточками и отставленными корзинками. Автор рассматривает этот вид в качестве разновидности *A. arenaria* var. *tschernieviana* (Bess.) Grossh.

Т. Г. Леонова (1987, 1988, 1994) описывает соцветие *A. campestris* как раскидистую метелку, соцветие *A. marschalliana* — как более компактное, с корзинками более или менее скученными, почти сидячими, густо расположенными. По мнению автора, *A. marschalliana* — полиморфный вид, варьирующий по густоте общего соцветия, степени сближенности корзинок и опушению, слабо отличающийся по многим морфологическим признакам, в том числе и по структуре соцветия, от *A. tschernieviana*. Последний вид она сводит к разновидности *A. marschalliana* var. *tschernieviana* (Bess.) Leonova (Леонова, 1987). Соцветие у *A. arenaria* автор описывает как раскидистое с корзинками на поникающих голых ножках 2—3 мм дл.

Как видим, при анализе соцветий полыней до сих пор применяется лишь физиономический подход, из-за чего признаки соцветия оказываются мало информа-

тивными, так как основываются скорее на образном восприятии соцветия систематиком, нежели на существенных конструктивных особенностях и структурных различиях в его строении между видами секции. Как следствие, у исследователей, работающих с группой, складывается впечатление о недостаточной обособленности видов, что приводит к попыткам их объединения в различных комбинациях. Из-за сложностей, связанных с описанием соцветия, некоторые исследователи вообще отказались от его использования в определительных ключах. В 9-ом издании «Флоры средней полосы Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (Цвелёв, 1964) определение полыней ведется по другим признакам. Леонова различает *A. marschalliana* и *A. tschernieviana* лишь по опушению, подчеркивая при этом сходство по другим морфологическим признакам.

В то же время работы, в которых проведен анализ соцветий полыней с применением типологического подхода В. Тролля (Troll, 1964, 1969), крайне немногочисленны. Так, в учебном пособии по морфологии соцветий (Кузнецова и др., 1992) приводятся сведения относительно соцветий *A. absinthium* L. и *A. cina* Berg ex Poljak. Авторы в соответствии с типологической концепцией выделяют в объединенном соцветии—синфлоресценции две зоны: зону главного соцветия или флоральную единицу и зону обогащения, представленную паракладиями различной степени сложности. Флоральную единицу они определяют как закрытую кисть из корзинок, синфлоресценция — метелка из флоральных единиц. Однако никаких четких критериев выделения именно такой флоральной единицы авторы не приводят. Л. Н. Дорохина (1998), исследовавшая строение соцветий полыней, различающихся жизненной формой, предлагает четкие критерии выделения флоральной единицы. В качестве таковых выступают особенности нодальной анатомии кроющих листьев главной оси соцветия. В пределах флоральной единицы узлы всегда однопучковые однолакунные, в то время как ниже в синфлоресценции — трехпучковые трехлакунные. Автор отмечает важность структуры соцветия для систематики полыней.

Материал и методы

На протяжении 1997—2001 гг. мы изучали популяции рассматриваемых видов полыней на территории Ленинградской, Архангельской, Московской, Калужской, Тульской, Рязанской, Липецкой, Воронежской, Ростовской, Астраханской областей России. Нами собран гербарий, насчитывающий более 1500 листов, достаточный для оценки изменчивости их морфологических признаков. Кроме того, были изучены коллекции гербариев МГУ (MW), ГБС РАН (МНА), БИН РАН (LE), Института ботаники НАН Украины (KW) и др., изучены типовые образцы видов секции.

Для детального изучения морфологии соцветий были отобраны образцы из 10 популяций из разных регионов, отражающие все имеющиеся на исследуемой территории морфотипы. Из каждой популяции соцветия 5 экземпляров взрослых растений препарировали под стереотаксическим микроскопом. Особенности их строения зарисовывали в виде схем, на которых отмечали длину междоузлий, наличие сериальных комплексов почек, наличие/отсутствие ушек у кроющих листьев, степень развитости корзинок и др.

Вначале было прорисовано все соцветие целиком у 3 образцов разных видов. Это позволило выявить основные закономерности его структуры и определить, какой части соцветия достаточно для выявления всех наиболее значимых особенностей у разных видов. Оказалось, что наиболее информативна верхняя часть соцветия, включающая 20—30 метамеров. Соцветия остальных экземпляров мы анализировали до этой границы.

Анализ структуры соцветий полыней нами проведен в соответствии с типологическим подходом W. Troll (1964, 1969). Использована терминология, предложенная Троллем и его школой (Weberling, 1989). Направления эволюционных преобразований рассмотрены с позиции концепции псевдоциклов, предложенной французскими ботаниками (Maresquelle, Sell, 1965; Sell, 1976).

В отношении *A. campestris*, *A. marschalliana* и *A. tschernieviana* мы придерживаемся узкой трактовки этих таксонов (Крашенинников, 1946), тем более что такое понимание их подтверждается и результатами нашего исследования. Что касается *A. arenaria*, то в настоящей работе мы придерживаемся взгляда Леоновой (1987, 1994), трактующей этот вид как эндем прикаспийской низменности.

Результаты исследований

Нами установлено, что синфлоресценция у изученных видов полыней, равно как и у большинства других представителей рода, отличается от типичной метелки из корзинок. В верхней ее части под терминальной корзинкой наблюдается ряд паракладиев, представленных лишь пазушными корзинками. В то время как в обычной метелке из корзинок таких паракладиев 1—3, например в синфлоресценции представителей *Pyrethrum* Zinn. — предковой по отношению к полыням группе (Крашенинников, 1946), в синфлоресценции изученных видов их 8—18. Кроме того, такие паракладии развиваются не в базипетальной, а в акропетальной последовательности. В акропетальной последовательности уменьшаются размеры пазушных корзинок и число цветков в них. При этом в пазухах самых верхних листьев главной оси соцветия корзинки могут вообще не развиваться. Подобные листья под флоральной единицей (в случае акропетального развития паракладиев) впервые описал R. Nordhagen (1937) и предложил называть их «промежуточными» (Zwischenblätter). Этот термин был также использован Troll (1964, 1969). Т. В. Кузнецова (1986) отмечает, что наличие таких листьев под корзинкой в семействе сложноцветных не редкость. В некоторых случаях их число достаточно велико.

Верхние листья в соцветии сильно видоизменены по сравнению с листьями вегетативной сферы, однако в листовой серии морфологические преобразования осуществляются постепенно. Нижние листья на побеге дважды—трижды перисторассеченные, конечные сегменты могут быть разной длины и ширины, часть их сближены у основания, образуя ушки. Вверх по побегу в листовой серии размеры листьев и степень их рассеченности уменьшаются вплоть до цельных. Уменьшаются и в конце концов исчезают ушки.

Структура синфлоресценции полыней изучаемой секции усложняется наличием в пазухах листьев сериальных комплексов нисходящего типа. В верхней части синфлоресценции дополнительные генеративные побеги представлены одиночными корзинками, а в средней — повторяют строение верхушки соцветия. В сериальных комплексах могут присутствовать сразу несколько дополнительных побегов. У разных видов степень развитости последних сильно варьирует.

Нами выявлен ряд существенных отличий в структуре синфлоресценции между изученными видами, для качественного описания которых необходимо вычленить определенную структуру или зону, желательно легко узнаваемую, в пределах которой отличия были бы четко видны. В качестве такой структуры нами предложено использовать верхнюю часть синфлоресценции, представляющую собой кисть из корзинок. Далее в нашей работе мы называем ее «терминальная кисть». Все отличительные признаки, перечисленные ниже, мы рассматриваем в ее пределах. Наибольшую ценность для диагностики имеют следующие признаки: 1) длина ножек пазушных корзинок в пределах «терминальной кисти»; 2) длина верхних междоузлий в этой части соцветия; 3) наличие сериальных комплексов в пределах «терминальной кисти» и синфлоресценции в целом; 4) морфология кроющих листьев; 5) число «промежуточных» листьев под терминальной корзинкой (в пазухе которых корзинки не развиваются).

Кроме того, были учтены общая форма синфлоресценции, а также угол отхождения паракладиев от главной оси синфлоресценции.

Для *A. campestris* s. str. (рис. 1) характерна «терминальная кисть» 12—20 мм дл., представленная 6—10 метамерами. Самые верхние пазушные корзинки на ножках

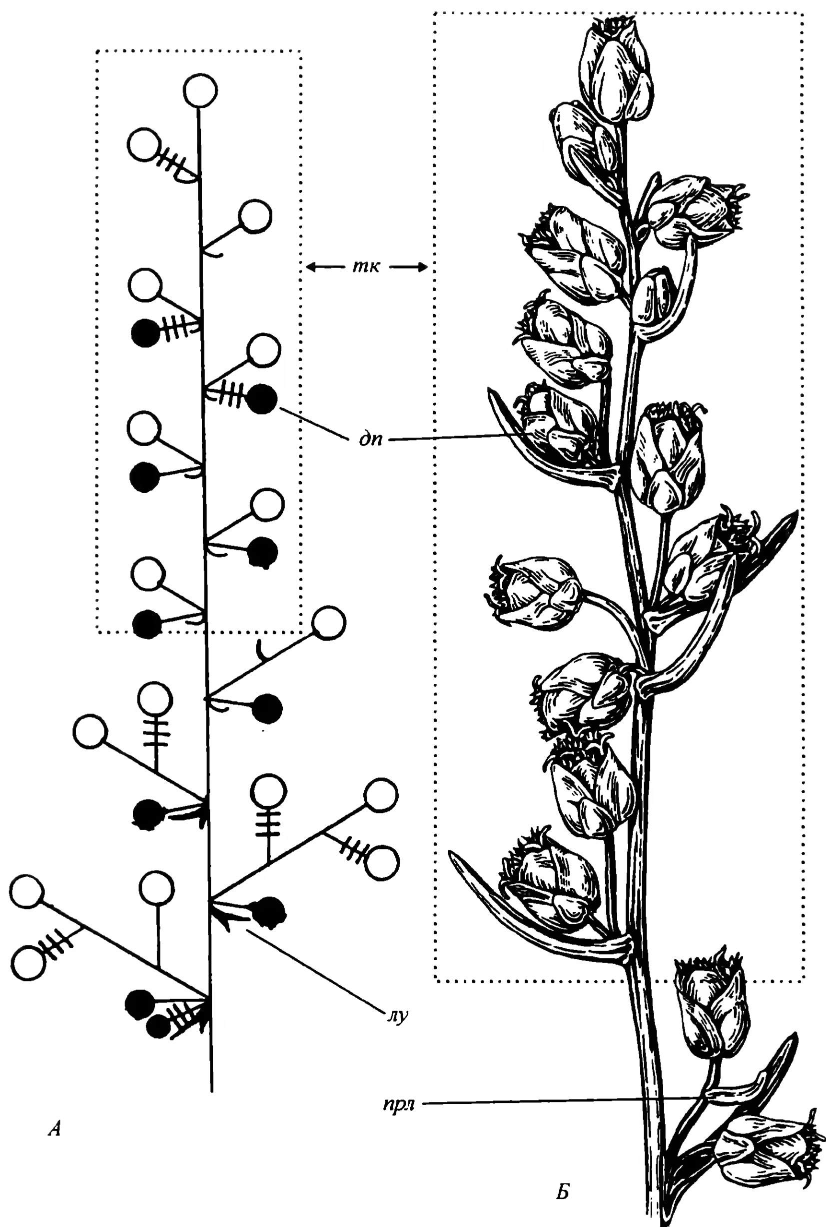


Рис. 1. Схема (*А*) и внешний вид (*Б*) верхней части синфлоресценции *Artemisia campestris* L.

дп — дополнительный побег в сериальном комплексе, на схеме корзинки на дополнительных побегах закрашены; *лу* — лист с ушками; *прл* — «промежуточный» лист (объяснения в тексте); *тк* — «терминальная кисть» (объяснения в тексте). Укороченные междоузлия на схеме заштрихованы.

0.2—0.5 мм дл. К основанию «кисти» длина ножек постепенно увеличивается и в нижней части достигает 2—3 мм дл. Корзинки часто слегка поникающие, расставленные — междоузлия главной оси под терминальной корзинкой 0.5—0.7 мм дл., в нижней части «терминальной кисти» составляют 2—3 мм дл. В пазухах кроющих листьев наблюдаются сериальные комплексы, дополнительные побеги в которых представлены в пределах «терминальной кисти» одиночными корзинками, ниже в

синфлоресценции — в виде закрытой кисти из корзинок. «Промежуточных» листьев под терминальной корзинкой 1—2, часто их нет совсем. Кроющие листья в пределах «терминальной кисти» цельные 1—2.5 мм дл., как правило без ушек. Положение верхнего листа с ушками варьирует. Синфлоресценция по общему габитусу — щитковидная метелка, часто, особенно в северных популяциях, слабо разветвленная и в этом случае не очень многочисленные паракладии 5—10 мм дл., отходят под острым углом 45—55°, образуя узкую метелку (черта, сходная с *A. commutata* Bess.).

«Терминальная кисть» у *A. marschalliana* (рис. 2) 13—20 мм дл., включает в себя 8—16 метамеров. Пазушные корзинки всегда сидячие, иногда лишь самые нижние в пределах «терминальной кисти» на коротких ножках 0.3—1 мм дл., скученные — верхние междоузлия короткие и составляют 0.1—0.2 мм дл. К низу длина междоузлий немного увеличивается и в нижней части «терминальной кисти» составляет 0.5—1.2 мм дл. По сравнению с предыдущим видом сериальные комплексы в синфлоресценции развиты слабее. В пределах «терминальной кисти» они нередко имеются с дополнительными побегами в виде одиночных корзинок, ниже в синфлоресценции представлены также одиночными корзинками, реже кистью из корзинок. «Промежуточные» листья, как правило, отсутствуют, реже — в числе 1—2. Кроющие листья морфологически сходны с таковыми у предыдущего вида. Общий габиус синфлоресценции — щитковидная метелка.

«Терминальная кисть» у *A. tschernieviana* (рис. 3) 10—20 мм дл., включает в себя 7—12 метамеров. Пазушные корзинки, как правило, сидячие, реже нижние — на коротких ножках 0.3—0.7 мм дл., расставленные, верхние междоузлия 0.5—1 мм дл., нижние в пределах «терминальной кисти» составляют 1—2.5 мм дл. Сериальные комплексы в синфлоресценции практически не развиты. Чаще всего дополнительные побеги в них закладываются, но не развиваются. В редких случаях при утрате верхних частей соцветия наблюдается сильное развитие дополнительных побегов, которые в этом случае сходны по строению с таковыми у *A. campestris*. «Промежуточные» листья немногочисленны (1—3), часто отсутствуют. Еще один характерный признак — мясистость листочков обертки. Кроющие листья также мясистые, в пределах «терминальной кисти» 1—2 мм дл. Листья с ушками появляются в листовой серии, как правило, ниже «терминальной кисти» на 5—10 метамеров, хотя их положение также варьирует. Синфлоресценция по общему габитусу — веретеновидная метелка.

«Терминальная кисть» у *A. arenaria* DC. (рис. 4) 10—18 мм дл., включает 8—11 метамеров. В отличие от всех предыдущих видов для нее характерно наличие под терминальной корзинкой большого числа (3—6) «промежуточных» листьев. Самые верхние из них сближены и вплотную примыкают к листочкам обертки терминальной корзинки, нижние расставлены (междоузлия 0.4—0.7 мм дл.). Пазушные корзинки в пределах «терминальной кисти» в числе 4—6, верхние на коротких ножках 0.3—0.7 мм дл., нижние — на более длинных 1—2.5 мм дл., расставленные (длина междоузлий в нижней части «терминальной кисти» составляет 1—2.5 мм). Ниже в синфлоресценции располагаются несколько (5—10) паракладиев, включающих только терминальную корзинку и большое число (2—7) «промежуточных» листьев. Такие образования выглядят как «корзинки... поникающие, на веточках с двумя прицветничками» (Федченко, Флёров, 1892: 798). Так же как и у предыдущего вида, сериальные комплексы в синфлоресценции *A. arenaria* практически полностью отсутствуют. Листочки обертки этого вида также мясистые. Листья в верхних частях соцветия сильно мясистые и, кроме того, очень мелкие — верхние 0.7—2 мм дл. Одна из характернейших особенностей этого вида — сильная «растопыренность» соцветия. Паракладии отходят от главной оси почти под прямым углом и загибаются вверх, в то время как у остальных видов отходят под углом, близким к 50—60° и обычно более или менее прямые. Синфлоресценция по общему габитусу — широкая веретеновидная метелка.

В синфлоресценции полыней наименьшим конструкционным элементом, флоральной единицей, выступают корзинки, однако в их взаиморасположении много черт, свойственных рацемозным соцветиям. В верхней части синфлоресценции

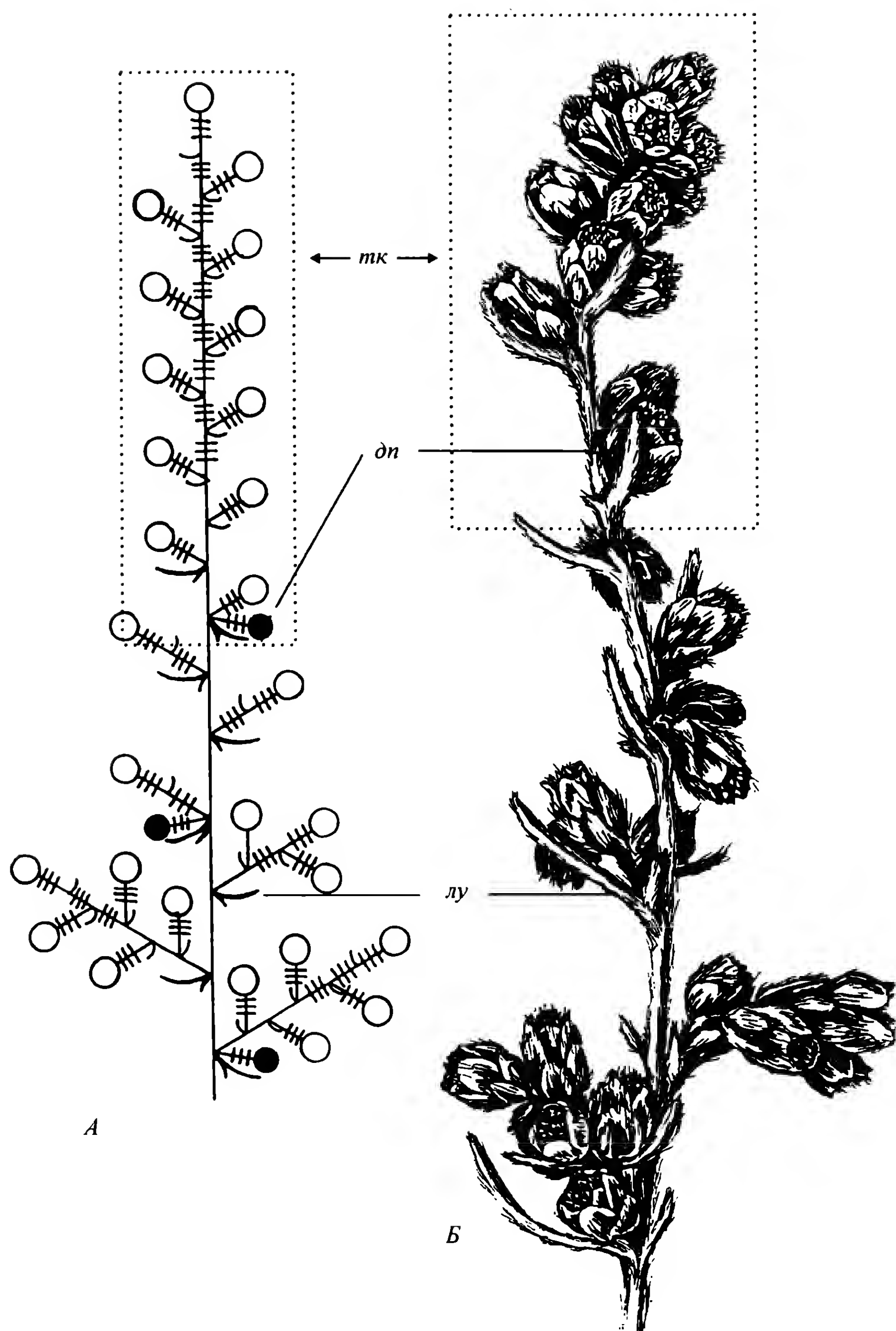


Рис. 2. Схема (*А*) и внешний вид (*Б*) верхней части синфлоресценции *Artemisia marschalliana* Spreng.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

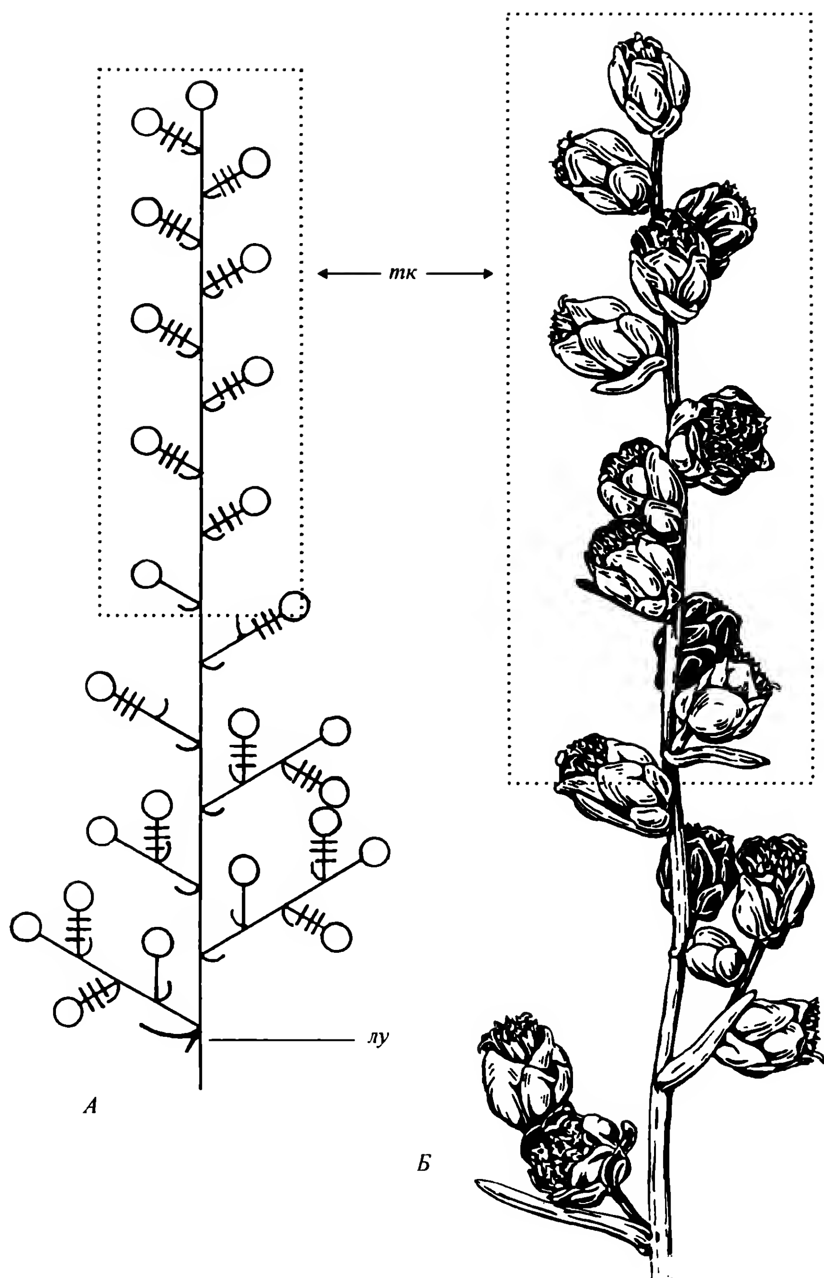


Рис. 3. Схема (*A*) и внешний вид (*Б*) верхней части синфлоресценции *Artemisia tschernieviana* Bess.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

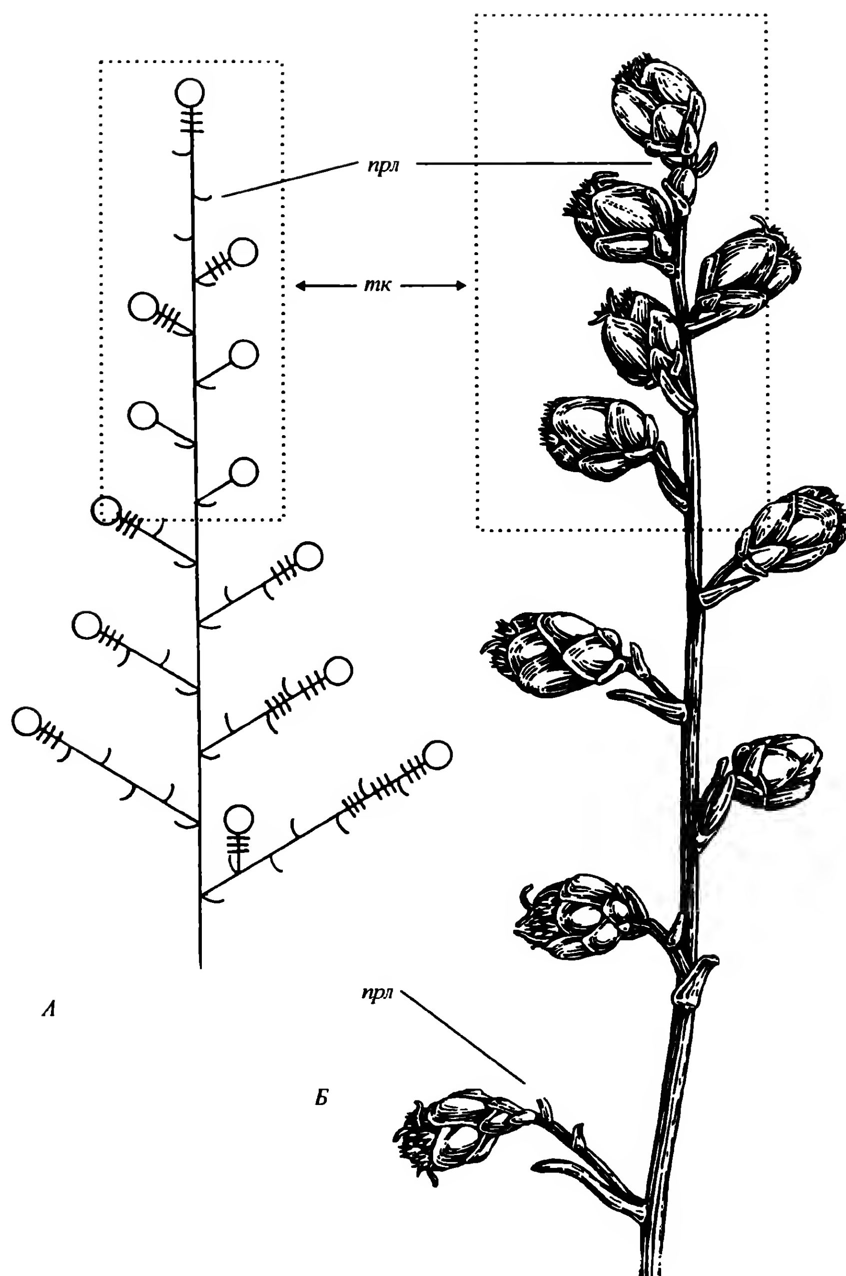


Рис. 4. Схема (*А*) и внешний вид (*Б*) верхней части синфлоресценции *Artemisia arenaria* DC.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

можно выделить нечетко отграниченную от остального соцветия зону, представляющую собой кисть из корзинок. Пазушные корзинки в пределах этой зоны развиваются в акропетальной последовательности, однако четко определить на оси соцветия место смены направления развития пазушных корзинок с акропетального на базипетальный не удается. Это говорит о том, что соцветие полыней переходного типа и находится на второй стадии псевдоцикла (рацемизации) второго порядка. В синфлоресценции наблюдается начало формирования флоральной единицы высшего порядка. Четко определить ее границу довольно сложно. Дорохина, как уже было отмечено ранее, предлагает выделять флоральную единицу исходя из данных нодальной анатомии кроющих листьев соцветия. Такой способ выделения флоральной единицы вполне оправдан, граница ее определяется сменой обычных листьев вегетативной сферы еще слабо сформированными листьями верховой формации. По нашим данным, переход от однолакунного узла к трехлакунному сопровождается появлением ушек кроющих листьев, так что часто границу такой флоральной единицы определить не сложно. Однако у *A. arenaria* ушки у верхних листьев едва заметные и обнаруживаются только после препарирования объекта, а у видов полыней с цельными листьями эту границу без специального анатомического исследования вообще невозможно определить. Положение верхнего листа с ушками изменчиво в пределах популяции, однако почти всегда оно ниже границы «терминальной кисти», так что такая флоральная единица представляет собой сложную тирсоидную структуру и громоздка в описании. Важные структурные признаки внутри нее «плывут». Поэтому мы считаем более удобным проводить границу верхней зоны соцветия по формальным признакам, выделяя ее как закрытую кисть из корзинок. Все пазушные побеги внутри нее представлены одиночными пазушными корзинками на удлиненных или укороченных ножках. Корзинки, на ножках которых имеются «промежуточные» листья, к «терминальной кисти» уже не относятся (рис. 1—4). Различия в строении синфлоресценции разных видов с применением понятия «терминальной кисти» становятся легко сравнимыми.

Анализ структуры «терминальной кисти» и синфлоресценции в целом у представителей полыней секц. *Campestres* Korobkov показал, что изученные нами виды распадаются на 2 группы, отличающиеся по целому комплексу признаков. В первую группу попадают *A. campestris* и *A. marschalliana*. Им присущи более или менее скученные корзинки и развитие в верхних частях синфлоресценции сериальных комплексов. Для второй группы, в которую входят *A. tschernieviana* и *A. arenaria* sensu Leonova, характерно практически полное отсутствие сериальных комплексов в синфлоресценции, а также более или менее равномерное распределение корзинок внутри «терминальной кисти». Интересно, что у *A. arenaria* в синфлоресценции обнаруживается несколько уникальных признаков — большое число «промежуточных» листьев под терминальными корзинками и почти прямой угол отхождения паракладиев, в результате чего габитуально представители этого вида резко отличаются от *A. tschernieviana*. Однако реальные различия между видами не столь существенны, так как по другим признакам соцветия, особенностям опушения, строению листа, жизненной форме и экологической приуроченности этот вид сходен с *A. tschernieviana*, а на границе их ареалов, по нашим наблюдениям, в большом количестве произрастают растения с соцветиями переходного типа.

Деление изученных нами видов на 2 группы подтверждает выводы Крашенинникова (1946), который отнес эти виды к разным циклам подрода *Dracunculus*. *A. campestris* и *A. marschalliana* им были включены в цикл *Campestres* Krasch., *A. tschernieviana* и *A. arenaria* — в цикл *Psammophilae* Krasch. Позже цикл *Campestres* Krasch. вошел в состав секц. *Campestres* Korobkov (Коробков, 1981), в которую затем были включены виды цикла *Psammophilae* (Леонова, 1987, 1994). Однако такое широкое понимание секции не подтверждается нашими данными.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛЫНЕЙ СЕКЦ. *CAMPESTRES* KOROBKOV ПОДРОДА *DRACUNCULUS* (BESS.) PETREM. НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

1. Во всем соцветии сериальные комплексы практически отсутствуют и могут развиваться лишь при утрате верхних частей соцветия. Нижние стеблевые листья дважды перисторассеченные, кроющие листья в пределах «терминальной кисти» короткие мясистые, в некоторых случаях не превышающие 0.5—1 мм. Растения, как правило, голые, нередко (в начале вегетационного периода) слабо опушены Т-образными кроющими волосками, покрыты пельтатными эфиромасличными железками. Пазушные корзинки в пределах «терминальной кисти» равномерно расставленные, сидячие или на ножках 0.5—3 мм дл., листочки обертки мясистые . . . . 2.
— В соцветии всегда присутствуют сериальные комплексы с дополнительными побегами в виде пазушных корзинок, реже — в виде закрытых кистей из корзинок. Нижние листья дважды—трижды перисторассеченные. Кроющие листья в пределах «терминальной кисти» и листочки оберток корзинок никогда не бывают мясистыми. Растения более или менее опушены (иногда очень сильно) Т-образными кроющими волосками, реже почти голые, но никогда не покрыты пельтатными железками. В пределах «терминальной кисти» корзинки выглядят скученными либо из-за укороченных междоузлий главной оси, либо из-за наличия большого числа сериальных комплексов . . . 3.
2. «Промежуточные» листья (в пазухах, которых корзинки не развиваются) под терминальной корзинкой отсутствуют, реже в числе 1—3, как правило, вплотную примыкают к листочкам обертки. Пазушные корзинки в пределах «терминальной кисти» расставленные, сидячие, нижние иногда на коротких ножках 0.5—1 мм дл. Паракладии отходят от главной оси соцветия под углом 50—70°, более или менее прямые . . . . *A. tschernieviana* Bess.
— «Терминальная кисть» с большим числом (3—6) «промежуточных» листьев. Нижние «промежуточные» листья расставлены. Пазушные корзинки в пределах терминальной кисти также расставлены, на ножках 0.7—2 мм дл. В соцветии ниже «терминальной кисти» имеется 5—8 паракладиев, представленных только терминальной корзинкой и «промежуточными» листьями, корзинки таких побегов выглядят свешивающимися на «олиственных веточках». Паракладии отходят от главной оси соцветия под прямым углом и загибаются вверх . . . . *A. arenaria* DC.
3. Пазушные корзинки в пределах «терминальной кисти» расставлены, на хорошо заметных ножках до 2 мм, поникающие. В этой зоне имеются 1—3 сериальных комплекса, ниже в соцветии с дополнительными побегами в виде пазушных корзинок или закрытых кистей из корзинок. Растения, как правило, почти голые, реже более или менее опушены Т-образными волосками . . . . *A. campestris* L. s. str.
— В пределах «терминальной кисти» верхние пазушные корзинки сидячие, сильно сближенные (междоузлия составляют 0—0.5 мм дл.), нижние, как правило, более или менее расставленные, сидячие, реже на коротких ножках 0.5—0.7 мм дл. Сериальные комплексы в пределах «терминальной кисти», как правило, отсутствуют, реже в числе 1—2. Ниже в соцветии многочисленные, с дополнительными побегами в виде пазушных корзинок, реже в виде закрытой кисти из корзинок. Растения, как правило, сильно опушены прижатыми Т-образными и бичевидными волосками, которые ко времени цветения часто облетают . . . . *A. marschalliana* Spreng. (incl. *A. propinqua* P. Smirn.).

Благодарности

Автор благодарен Р. П. Барыкиной, Л. Н. Дорохиной, Т. А. Федоровой, Д. Д. Соколову и О. В. Деминой за полезные замечания и помощь в работе, а также кураторам гербариев KW, LE, MHA, MW за возможность изучения материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорохина Л. Н. Морфологические особенности объединенных соцветий (синфлоресценций) в роде *Artemisia* L. (*Asteraceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. СПб., 1998. Т. 1. С. 29—30.

Коробков А. А. Полыни Северо-Востока СССР. Л., 1981. 120 с.

Крашенинников И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1946. Вып. 2. С. 87—196.

Кузнецова Т. В. Уклоняющиеся формы синфлоресценций. II. «Промежуточные листья» и «зона подавления» // Биол. науки. 1986. № 11. С. 68—74.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 128 с.

Леонова Т. Г. Конспект рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) флоры европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1987. Т. 24. С. 177—201.

Леонова Т. Г. Ключ для определения видов рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) европейской части СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 137—143.

Леонова Т. Г. Род Полынь — *Artemisia* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1994. Т. 7. С. 150—174.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России / Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. 2-е изд., перераб. и доп. М., 1995. 560 с.

Поляков П. П. Род *Artemisia* // Флора СССР. М.; Л., 1961. Т. 26. С. 425—631.

Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Тр. ПТЗ. М., 1958. Вып. 2. 248 с.

Федченко Б. А., Флёров А. Ф. Флора Европейской России. СПб., 1892. Т. 10. 1206 с.

Цвелёв Н. Н. Род *Artemisia* // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л., 1964. С. 565—571.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Besser W. Dracunculi seu de sectione IV et ultima *Artemisiarum L.* // Bull. Soc. Nat. Moscou, 1835. T. 8. P. 1—97, 177—180.

De Candolle A. P. Genus *Artemisia* // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1837. Pars. 6. P. 93—127.

Maresquelle H.-J., Sell Y. Les problemes physiologiques de la floraison descendante // Bull. Soc. français physiol. végétale. 1965. Vol. 11. N 1. P. 94—98.

Nordhagen R. Studien über die monotypische Gattung *Calluna* Salisb. Bergens Museums Arbok. 1937. Hf 2. S. 1—55.

Sell Y. Tendances évolutives parmi les complexes infloscentiels // Rev. gén. bot. 1976. T. 83. P. 247—267.

Torrel M., Garcia-Jacas N., Susanna A., Valles J. Phylogeny in *Artemisia* (*Asteraceae, Anthemidae*) inferred from nuclear ribosomal DNA (ITS) sequences // Taxon. 1999. Vol. 48. P. 721—736.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1. 615 S.; 1969. Bd 2. Teil 1. 630 S.

Tutin T. B., Persson K., Gutterman W. Genus *Artemisia* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 178—186.

Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge, 1989. 405 p.

SUMMARY

The analysis of inflorescence of European species of *Artemisia* L. (section *Campestres* Korobkov, subgenus *Dracunculus* (Bess.) Petrem.: *A. campestris* L., *A. marschalliana* Spreng., *A. tschernieviana* Bess. and *A. arenaria* DC.) was held using the W. Troll's typological approach. A number of new constructive peculiarities of the synflorescences was established. The typological approach allowed to reveal a certain zone in the synflorescence, a closed cluster (bunch) consisting of capitula, best exhibiting differences in the inflorescence structure between the species. A number of new essential features distinctly delimitating the studied species: presence/absence of serial complexes in the synflorescence, reciprocal location of the capitula in the closed cluster and etc. The analysis of the synflorescence structure has shown, that the studied species form 2 groups, distinguished by a complex of features. *A. campestris*, *A. marschalliana* make the first group, and *A. tschernieviana*, *A. arenaria* the second. This supports the conclusion by I. M. Krasheninnikov, who attributed these species to different cycles of the subgenus *Dracunculus*.

© Н. А. Кутлунина,[1] И. Е. Сарапульцев [2]

СИСТЕМА РАЗМНОЖЕНИЯ АРКТИЧЕСКИХ ВИВИПАРНЫХ ВИДОВ *POA* (*POACEAE*)

N. A. KUTLUNINA, I. E. SARAPULTSEV. REPRODUCTIVE SYSTEM OF ARCTIC VIVIPAROUS SPECIES OF *POA* (*POACEAE*)

[1] Уральский госуниверситет им. А. М. Горького
620083 Екатеринбург, пр. Ленина, 51
Факс (3432) 55-74-01
E-mail: Natalya.Kutlunina@usu.ru
[2] Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
Факс (3432) 29-41-61
E-mail: semerikov@ipae.uran.ru
Поступила 26.06.2002

Арктические мятлики *Poa alpigena* и *P. sublanata* (*Poaceae*) сочетают вивипарию и семенное размножение. Описано состояние женской репродуктивной сферы и проведен анализ роли апомиксиса в размножении вивипарных и семенных растений этих мятликов. Развитие женского гаметофита у обоих видов соответствует Polygonum-типу и сходно с *P. pratensis* L. Особенности строения зародышевых мешков *P. alpigena* и *P. sublanata* связаны с произрастанием в суровых условиях тундровой зоны. У растений *P. sublanata* незначительные проявления апомиксиса отмечены как у семенных, так и у вивипарных форм. У *P. alpigena*, напротив, вивипарные и семенные образцы четко дифференцированы по наличию и отсутствию апомиксиса, у последних наблюдается значительное количество семязачатков с двумя зародышевыми мешками и партеногенетическими зародышами, встречается полиэмбриония.
Ключевые слова: *Poa alpigena*, *P. sublanata*, вивипария, апомиксис.

Одним из интереснейших направлений исследований популяций растений является изучение системы размножения. Сочетание различных способов размножения обеспечивает пластичность репродуктивной системы и сохранение генетической гетерогенности природных популяций. Ряд арктических и степных видов злаков обладают необычным способом вегетативного размножения — псевдовивипарией, по терминологии L. Pijl (1969), или, согласно современным взглядам, инфлоральной гемморизогенной вегетативной вивипарией (Батыгина, Брагина, 2000).

Арктические виды *Poa* (*P. alpigena* (Blytt) Lindm. — мятлик альпигенный и *P. sublanata* Reverd. — мятлик почтишерстистый) сочетают вивипарию и семенное размножение, причем семенные и вивипарные особи каждого из изучаемых видов могут произрастать совместно, в составе одной популяции (Сарапульцев, 1996, 1998). В одном соцветии формируются нормальные цветки, затем семена, а часть цветков пролиферирует в бульбочки, или пропагулы. Обычно нижние цветки развиваются нормально, а верхние, или один самый верхний, пролиферируют. Сходная картина наблюдается у *P. bulbosa* L., где в нижних цветках колоска развиваются цветки с андроцеем и гинецеем, а в верхних — луковички (Пополина, 1960). Развитие соцветий у семенных и живородящих растений мятлика луковичного вначале протекает одинаково, различие впервые проявляется при дифференцировке колосковых бугорков.

Многие виды мятликов, в том числе живородящих, способны к апомиксису, отмечался он и у *P. alpigena* (Nygren, 1950; Мирошниченко, 1978; Хохлов и др., 1978). Существуют и полностью амфимиктические популяции *P. alpigena*, например камчатская (Шишкинская и др., 1994). Хотя вид *P. sublanata* совершенно не изучен эмбриологически, наличие апомиксиса у него весьма вероятно в силу таксономической близости к *P. alpigena* и *P. pratensis* L. Таким образом, система размножения арктических мятликов достаточно сложна, и представляет собой сочетание апомиксиса, амфимиксиса и вивипарии. Целью нашей работы было описание репродуктивной системы *P. sublanata* и оценка роли апомиксиса в размножении арктических мятликов.

Материал и методика

Изученные виды *Poa alpigena* (Blytt) Lyndm. и *P. sublanata* Reverd. относятся к типовой секции рода. Одно время *P. alpigena* рассматривался как подвид мятлика лугового — *P. pratensis* L. subsp. *alpigena* (Цвелёв, 1974), однако сейчас признан его видовой статус (Черепанов, 1995). Вивипарному таксону присваивались ранги от формы до подвида, в сводку С. К. Черепанова (1995) он вошел в ранге подвида *P. alpigena* subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky. В последней обработке мятликов Сибири вивипарный таксон мятлика почтишерстистого выделен в подвид *P. sublanata* subsp. *vivipara* (Tzvel.) Olon. (Олонова, 1998).

Мятлик альпигенный — циркумполярный арктоальпийский вид, причем ареалы типового и вивипарного таксонов совпадают не полностью. Последний строго приурочен к тундровой зоне и лишь изредка по ультраосновным породам проникает до северной границы Приполярного Урала (Цвелёв, 1964; Сарапульцев, 2001). На севере *P. alpigena* встречается в различных типах тундр, на береговых обрывах, южнее тяготеет к формациям речных долин, охотно селится на нарушенных участках, по улицам поселков, вдоль дорог.

Мятлик почтишерстистый — эндемичный гипоарктический сибирский вид, обычен в разнотравно-злаковых разреженных сообществах по песчаным берегам рек, Обской и Тазовской губ Карского моря, изредка поселяется на антропогенно нарушенных участках вблизи рек (Цвелёв, 1964).

Изученные виды имеют довольно слабые межвидовые отличия и сложную популяционную структуру, тем не менее аллозимный анализ и изучение морфологических признаков на обширном популяционном материале показали, что уровень различий *P. alpigena* и *P. sublanata* достаточен для выделения их в ранге видов (Сарапульцев, 1998).

Арктические мятлики изучались в природных популяциях в тундровой зоне п-вов Ямал, Гыдан и Тазовский, в высокогорьях Северного Урала и на образцах, выращенных в окр. г. Екатеринбурга на ст. Аять, либо в контролируемых условиях на световой установке (табл. 1). Исследовали соцветия, собранные с семенных растений, и смешанные метелки живородящих форм, в каждой метелке анализировали от 19 до 42 семязачатков.

Изучение женского гаметофита проводили на временных препаратах целых зародышевых мешков, вычлененных экспресс-методом и окрашенных по Фельгену, соцветия фиксировали по Чемберлену (Орлова, Авалкина, 1985; Приготовление препаратов..., 1985). Время гидролиза в 1N, 5N и 1N HCl соответственно 30, 15—25 и 20 мин. Вычленение зародышевых мешков проводили под микроскопом МБС-10, наблюдение — под микроскопом МБИ-6. Полученные результаты обработаны по методу главных компонент в пакете STATISTICA, описание использованных показателей представлено в табл. 2.

Результаты и обсуждение

Развитие женского гаметофита *Poa sublanata* соответствует Polygonum-типу и сходно с таковым у *P. pratensis* и *P. alpigena*. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид. Синергиды имеют традиционную для злаков продолговато-грушевидную форму и крючковидные выросты в микропиллярном районе. Яйцеклетка несколько крупнее синергид, более округлой формы, расположена глубже синергид. Ядро яйцеклетки Фельген-отрицательное, ядрышко обычно одно, но могут встречаться дополнительные ядрышки. Нарушения в дифференциации яйцевого аппарата наблюдаются достаточно редко. Например, отмечена яйцеклеткоподобная синергида, вторая синергида в этом случае имеет нормальную форму и размер.

Центральная клетка почти полностью окружает яйцевой аппарат, но лишь граничит с антиподами, не окружая их. Объем центральной клетки у северных популяций

ТАБЛИЦА 1

Местонахождение и тип цветения растений изученных видов *Poa*

Дата фиксации	Аббревиатура образца	Местонахождение и тип цветения родительского растения для образцов, выращенных в эксперименте	Место фиксации. Тип цветения растений, полученных в эксперименте
16 VI 1997	AS119	Гыданский п-ов, бухта Чугорь, семенной	Ст. Аять, семенной
16 VI 1997	AS126	П-ов Ямал, р. Пясядаяха, вивипарный	То же
30 VII 1997	AS150	Подгольцовый пояс г. Косьвинский Камень, Северный Урал	В природе
14 VI 1996	AS22	Тазовский п-ов, пос. Ямбург, семенной	Ст. Аять, семенной
14 VI 1996	AS23	Гыданский п-ов, мыс Трехбугорный, вивипарный	То же
11 VIII 1996	AS30	Тазовский п-ов, пос. Ямбург	В природе
11 VIII 1996	AS31	То же	» »
8 VIII 1996	AS34	П-ов Ямал, бухта Находка	» »
16 VI 1997	AS119	Гыданский п-ов, бухта Чугорь, семенной	Ст. Аять, семенной
16 VI 1997	AS126	П-ов Ямал, р. Пясядаяха, вивипарный	То же
30 VII 1997	AS150	Подгольцовый пояс г. Косьвинский Камень, Северный Урал	В природе
8 VII 1997	AV148	П-ов Ямал, бухта Находка, вивипарный	В лаборатории, вивипарный
14 VI 1996	AV21	Тазовский п-ов, пос. Ямбург, вивипарный	Ст. Аять, вивипарный
13 VIII 1996	AV24	Тазовский п-ов, пос. Ямбург	В природе
9 VIII 1996	AV33	П-ов Ямал, бухта Находка	» »
14 III 1996	AV4	П-ов Ямал, р. Пясядаяха, вивипарный	В лаборатории, вивипарный
20 VIII 1996	SS79	П-ов Ямал, р. Нурмаяха	В природе
20 VIII 1996	SS86	То же	» »
20 VIII 1996	SS94	» »	» »
20 VIII 1996	SV76	» »	» »
20 VIII 1996	SV77	» »	» »
20 VIII 1996	SV87	» »	» »

Примечание. Образцы AS126 и AS23 выращены из семян, образовавшихся в соцветии смешанного типа в природе. Первый индекс аббревиатуры — изученный вид (A — *Poa alpigena*, S — *P. sublanata*), второй индекс — тип цветения (V — вивипарный, S — семенной).

P. sublanata и *P. alpigena* значительно меньше, чем у *P. pratensis* в окр. Екатеринбурга, что, по-видимому, связано с экономией пластических веществ и ускоренным развитием в условиях короткого вегетационного периода. Центральная клетка обычно сильно вакуолизирована, плотная цитоплазма располагается на границе с яйцеклеткой и антиподами, нередко в этом тяже находятся полярные ядра, сливающиеся только перед самым оплодотворением или во время него. Полярные ядра могут также располагаться около антипод или рядом с яйцевым аппаратом. После оплодотворения размер центральной клетки увеличивается, а дегенерирующие антиподы смещаются в боковую часть зародышевого мешка. Полярные ядра крупные, с Фельген-отрицательными ядрышками. Очень часто обнаруживаются дополнительные ядрышки. В ядре могут находиться два ядрышка одинакового размера или более мелкие дополнительные ядрышки.

Количество антипод изменяется от 3—4 до 6—7 и даже до 10. Оно связано с определенным образцом и, по-видимому, в еще большей степени — со стадией

ТАБЛИЦА 2

Основные эмбриологические характеристики женской репродуктивной сферы вивипарных и семенных растений *Poa alpigena* и *P. sublanata*

Аббревиатура	n	1	2	3	4	5	6
AS119	31	6.5	80.6	13.8	34.5	41.4	3.4
AS126	41	2.4	87.8	10.0	47.5	15.0	0
AS150	40	12.5	87.5	0	2.9	42.9	2.9
AS23	29	0	100	0	0	34.5	0
AS22	30	10.0	90.0	0	7.4	25.9	0
AS30	32	0	81.3	18.8	43.8	25.0	0
AS31	26	19.2	61.5	23.8	80.9	9.5	9.5
AS34	29	17.2	37.9	54.2	54.2	29.2	8.3
AV148	24	0	100	0	0	15.7	0
AV21	42	31.0	69.0	0	0	34.5	0
AV24	40	45.0	55.0	0	0	18.2	0
AV33	28	35.7	64.3	0	0	22.2	0
AV4	35	17.1	82.9	0	0	10.3	0
SS79	26	0	80.8	18.8	0	50	0
SS86	30	10.0	90.0	0	0	11.1	0
SS94	25	12.0	88.0	0	0	13.6	0
SV76	19	0	100	0	0	15.8	0
SV77	32	12.5	75.0	14.3	0	32.1	0
SV87	30	26.7	73.3	0	0	9.1	0

Примечание. 1 — процент семязачатков без зародышевых мешков (ЗМ), 2 — с одним ЗМ, 3 — с двумя ЗМ, 4 — с партеногенетическими зародышами, 5 — со стерильными ЗМ, 6 — процент семязачатков с полиэмбрионией. *n* — объем выборки (количество просмотренных семязачатков). Для признаков 3—6 за 100 % принято количество семязачатков, где имеются ЗМ.

развития зародышевого мешка (перед самым оплодотворением и во время него антиподы активно делятся). Форма антипод самая разнообразная — от округлой, угловато-овальной до неопределенной. В отличие от *P. pratensis*, у которого ядра антипод многоядрышковые и сильно полиплоидизированы, у арктических мятликов наблюдается незначительная полиплоидизация, что проявляется в слабой окраске ядер, количестве ядрышек, которое обычно не превышает 2—3. Отмеченные нами особенности не являются видоспецифичными, так как для камчатской популяции *P. alpigena* показана полиплоидизация и многоядрышковость антипод и наличие только одного ядрышка в ядрах других клеток зародышевого мешка (Шишкинская и др., 1994). Возможно, степень полиплоидизации антипод связана с плоидностью самих образцов. Для самых северных популяций арктических мятликов, произрастающих в наиболее экстремальных условиях, характерно увеличение количества антипод до 7—10 и образование у них конусообразных гаусториальных выростов, которые проникают в нуцеллус (Кутлунина, Сарапульцев, 2000, 2001). Описанные особенности мы связываем с усилением трофической роли антипод в неблагоприятных условиях среды.

При оплодотворении пыльцевая трубка проникает через одну из синергид или между яйцеклеткой и синергидой. В амфимиктических зародышевых мешках отмечено опережающее развитие эндосперма по сравнению с зиготой, что характерно и для *P. pratensis* (Кордюм, 1970; Мирошниченко, 1970).

Количество стерильных семязачатков у обоих видов варьирует от 15.7 до 55 %. Образцы *P. alpigena* сохраняли достаточно высокую стерильность и при выращивании в окр. Екатеринбурга (AS34 — 41, AS22 — 30 %), поэтому справедливо предположить, что она связана не только с неблагоприятными условиями Арктики, но и с видовыми особенностями. Аналогичная ситуация отмечалась и у других вивипарных видов (Устинова, 1944).

Аномалии в строении зародышевых мешков условно можно разделить на 2 группы: связанные с процессами споро-, гаметофито- и гаметогенеза (1) и возникающие в процессе оплодотворения и прохождения постгамной фазы (2). К первой группе относятся: 1) отсутствие зародышевого мешка в семязачатке, что связано, вероятно, с нарушениями процессов спорогенеза и раннего гаметофитогенеза. В семязачатке могут сохраняться отдельные гомогенно окрашенные клетки, ткани нуцеллуса дегенерируют и уплотняются — такой семязачаток сильно окрашивается и кажется высохшим. В отличие от *P. pratensis*, у которого подобные семязачатки встречаются очень редко (Кутлунина, 2001), у арктических мятликов это довольно распространенная аномалия; 2) отсутствие дифференциации элементов зародышевого мешка. Такие зародышевые мешки могут быть двух-, четырех- или восьми-ядерными, редко — с нечетным количеством ядер, с нарушением полярности. Отсутствие дифференциации обычно встречается в семязачатках с несколькими зародышевыми мешками; 3) нарушение дифференциации зародышевых мешков, приводящее к отсутствию (синергид, полярных ядер) или появлению дополнительных элементов. С этим может быть связано неправильное положение и форма элементов (яйцеклеткоподобная синергида, яйцеклетка в глубине зародышевого мешка). Нарушения дифференциации часто приводят к дегенерации элементов, например яйцевого аппарата. Дегенерирующая яйцеклетка и яйцевой аппарат обычно уплотнены и интенсивно окрашены.

Нарушения процесса оплодотворения могут выражаться в том, что: 1) неоплодотворенными остаются яйцеклетка и полярные ядра; 2) полярные ядра оплодотворены и возникшее ядро первичной клетки эндосперма активно делится, а яйцеклетка остается неоплодотворенной; 3) яйцеклетка оплодотворена или зародыш развивается партеногенетически, а полярные ядра не оплодотворены.

У большинства семенных образцов *P. alpigena* обнаружены зародышевые мешки с партеногенетическим развитием зародыша (табл. 2). Количество семязачатков с партеногенетическими зародышами варьирует от 2.9 % (AS150) до 80.9 % (AS31) от числа фертильных семязачатков. Зародыши состоят из нескольких клеток еще до начала цветения. Синергиды остаются неповрежденными, а полярные ядра неслившимися. Во время цветения происходит оплодотворение полярных ядер, которые сливаются, по-видимому, только в момент оплодотворения или даже после него.

У двух семенных образцов *P. alpigena* отмечены семязачатки с нуцеллярными зародышами, которые врастают в микропилярную часть зародышевого мешка. У большинства типовых образцов *P. alpigena* и у двух образцов *P. sublanata* отмечены семязачатки с двумя зародышевыми мешками. Максимальное количество таких семязачатков (54.2 %) наблюдается у AS34.

Наличие нескольких гаметофитов в одном семязачатке часто является следствием апоспории. При апоспории в нуцеллусе параллельно происходит 2 процесса: дифференциация мегаспороцитов и инициальных клеток апоспорических зародышевых мешков, последние часто оказываются более конкурентноспособными (Наумова, 2000). У арктических мятликов апоспория и партеногенез, по-видимому, тесно связаны. Подтверждением этому является отсутствие полиплоидных рядов у *P. alpigena* и *P. sublanata* (Nygren, 1950; Сарапульцев, 1998, 2001). При оплодотворении нередуцированных яйцеклеток в апоспорических зародышевых мешках неизбежна полиплоидизация. Строгая корреляция между способностью к апоспории и партеногенезу наблюдается и у других видов, например у *Panicum maximum* (Тиходеев, 2000). В то же время существуют данные, свидетельствующие о независимом наследовании апоспории и партеногенеза (Albertini et al., 2001).

Два гаметофита в одном семязачатке могут быть фертильными, развитие зародышей может происходить партеногенетически или в одном из зародышевых мешков наблюдается оплодотворение яйцеклетки. Ложная полиэмбриония отмечена несколько чаще, чем истинная, но значительно реже, чем у *P. pratensis* (Кутлунина, 2001). При развитии нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке расположение яйцевых аппаратов по отношению к микропиле может оказаться различным, т. е. может возникать обратная полярность. Нередко один из зародышевых мешков, или

оба, стерилизуется. Высокая степень стерилизации связана, вероятно, с трофической конкуренцией.

Ни у одного из исследованных вивипарных образцов *P. alpigena* не обнаружено признаков апомиксиса. В семязачатках имеются только одиночные зародышевые мешки, нигде не отмечено партеногенетического развития зародышей или адвентивных зародышей. У растений *P. sublanata* SS79 и SV77 в небольшом количестве отмечены семязачатки с несколькими зародышевыми мешками.

При проращивании семян было установлено (Сарапульцев, 1998), что степень полиэмбрионии у семенных растений в несколько раз выше, чем у вивипарных. Это согласуется с нашими результатами, так как полиэмбриония традиционно является одним из индикаторов апомиксиса (Мирошниченко, 1970; Наумова, 1994). По-видимому, для вивипарных растений биологически ценным является именно половой процесс и связанная с этим генетическая рекомбинация.

Как видно из приведенных данных, по эмбриологическим признакам типовой и вивипарный таксоны *P. alpigena* заметно различаются. Вивипарный таксон в исследуемых районах формирует смешанные метелки, в которых регулярно вызревает значительное количество семян, а некоторая часть потомков семенного происхождения наследует вивипарность. Популяции типового *P. alpigena*, обитающие вне Арктики, по-видимому, совершенно утратили способность к вивипарии и эмбриологически практически неотличимы от *P. pratensis*. Таким образом, существует генетическое своеобразие у семенных растений из популяций типового *P. alpigena* и из смешанных популяций.

Интересна ситуация с растениями AS23 и AS126, выращенными из семян, которые вызрели в смешанных метелках *P. alpigena* subsp. *colpodea* на мысе Трехбугорный на Гыдане и на песчаных берегах вдоль р. Пясядаяха на Ямале. Оба растения в интродукционном эксперименте давали только семенные соцветия, однако первое во многом вело себя сходно с вивипарными экземплярами (совсем не наблюдалось партеногенеза и дополнительных зародышевых мешков), тогда как второе практически ничем не отличалось от растений типового подвида (табл. 2).

В литературе известен факт апомиктичности вивипарных растений мятлика альпигенного (Nygren, 1950). Из 5 клонов *P. alpigena* только у одного все зародышевые мешки развивались половым путем, у остальных в 90% семязачатков были адвентивные зародыши. Различие наших данных и результатов, полученных A. Nygren (1950) в Скандинавии, возможно, связано с разной плоидностью исследуемых растений.

Анализ факторных нагрузок и характер размещения растений в факторном пространстве позволяют изученные растения разделить на 3 группы (табл. 3; см. рисунок). Растения первой группы AV33, AV21, AV24 и SV87 имеют высокие нагрузки по первому фактору, очень низкие по второму и средние по третьему. У этих растений отмечено большое количество семязачатков без зародышевых мешков (табл. 2). По-видимому, именно с этим показателем связано действие первого фактора.

Во вторую группу входят растения типового подвида *P. alpigena* AS31, AS30, AS34 и AS126, имеющие высокие нагрузки по второму фактору. Они отличаются наличием партеногенеза и нескольких зародышевых мешков в одном семязачатке (табл. 2). Эти признаки, а также полиэмбриония, связаны с апомиксисом. Таким образом, вторая ось факторного пространства ранжирует растения по степени апомиктичности.

Третью группу в факторном пространстве формируют растения, имеющие высокие нагрузки по третьему фактору (табл. 2, 3). У этих растений отмечено большое количество семязачатков со стерильными зародышевыми мешками.

Факторный анализ показал наличие трех групп растений в факторном пространстве. Семенные растения *P. alpigena* имеют высокие нагрузки по второму фактору и формируют группу с высоким уровнем апомиксиса. Две другие группы растений в факторном пространстве связаны, по-видимому, со временем стерилизации семязачатков. У вивипарных растений *P. alpigena*, имеющих высокие нагрузки по первому

ТАБЛИЦА 3

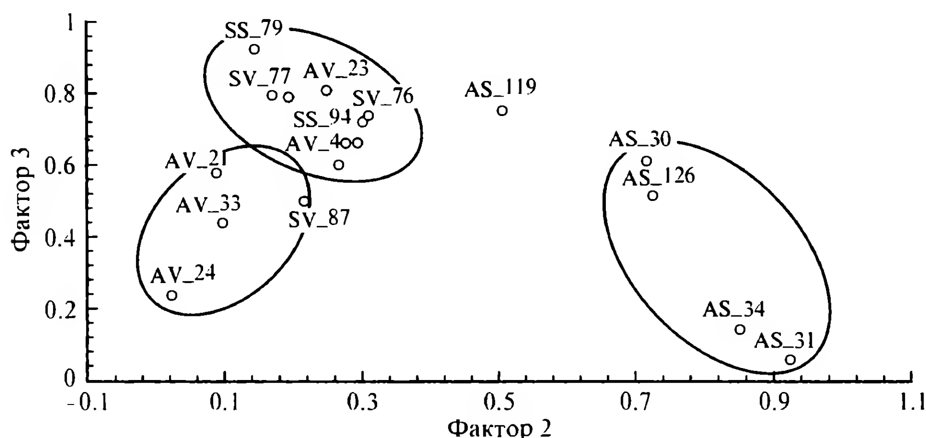
Факторные нагрузки изученных растений *Poa alpigena* и *P. sublanata*

Аббревиатура	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
AS119	0.325	0.505	0.753
AS126	0.384	0.723	0.516
AS150	0.534	0.167	0.795
AS22	0.583	0.300	0.723
AS23	0.484	0.248	0.811
AS30	0.260	0.715	0.613
AS31	0.303	0.921	0.064
AS34	−0.197	0.849	0.148
AV148	0.542	0.305	0.744
AV21	0.772	0.087	0.576
AV24	0.937	0.022	0.237
AV33	0.864	0.096	0.437
AV4	0.716	0.266	0.603
SS79	0.254	0.144	0.926
SS86	0.646	0.294	0.661
SS94	0.656	0.277	0.662
SV76	0.546	0.308	0.739
SV77	0.528	0.194	0.791
SV87	0.813	0.214	0.496

Примечание. Анализ проведен по 6 признакам (табл. 2).

фактору, стерилизация происходит на ранних этапах развития — во время мегаспорогенеза. У растений, формирующих третью группу, стерилизация семязачатков происходит позднее — при гаметофито- и гаметогенезе и во время оплодотворения.

В результате наших исследований можно отметить основные особенности строения зародышевых мешков *P. alpigena* и *P. sublanata*: маленький объем центральной клетки и наличие гаусториальных выростов антипод, что, вероятно, связано с произрастанием в суровых условиях тундровой зоны. У растений *P. sublanata* незначительные проявления апомиксиса отмечены как у семенных, так и у вивипарных форм. У *P. alpigena*, напротив, вивипарные и семенные образцы четко дифференцированы по наличию и отсутствию апомиксиса, у последних наблюдается значительное



Взаиморасположение растений в факторном пространстве при анализе 2 и 3 компонент.

количество семязачатков с двумя зародышевыми мешками, а также с партеногенетическими зародышами, возможна полиэмбриония. Однако необходимо отметить, что это подразделение нестрогое, и при семенном размножении вивипарные растения способны давать потомки, уклоняющиеся по эмбриологическим характеристикам как в одну, так и в другую сторону.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48261).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Брагина Е. А. Вивипария // Эмбриология цветковых растений. СПб., 2000. Т. 3. С. 39—62.

Кордюм Е. Л. Апомиксис в роде *Poa* // Апомиксис и селекция. М. 1970. С. 141—149.

Кутлунина Н. А. Эмбриологическое изучение апомиксиса и полиэмбрионии у мятлика лугового // Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале. Екатеринбург, 2001. С. 197—214.

Кутлунина Н. А., Сарапульцев И. Е. Апомиксис в популяциях уральских мятликов, родственных *P. pratensis* L. // Биосфера и человечество. Сб. матер. конф. молодых ученых памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000. С. 138—141.

Кутлунина Н. А., Сарапульцев И. Е. Межвидовое и внутривидовое сходство и различие строения женского гаметофита у мятликов (*Poa* L.) // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. XI Школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений», С.-Петербург 31 января—3 февраля 2001. СПб., 2001. С. 273—275.

Мирошниченко Е. Я. Апомиктические формы мятликов Сибири и перспективы их интродукции // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 75—80.

Мирошниченко Е. Я. Факультативно-псевдогамный апомиксис и кариологический полиморфизм в роде *Poa* // Тр. Биол. ин-та. Сиб. отд. АН СССР. 1978. Вып. 35. С. 224—236.

Наумова Т. Н. Апомиксис в свете современных данных // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследования. Тр. междунар. симп. Саратов, 1994. С. 118—120.

Наумова Т. Н. Апоспория // Эмбриология цветковых растений. СПб., 2000. Т. 3. С. 146—151.

Олонова М. В. Система и конспект мятликов (*Poa* L.) Сибири // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 4. С. 5—19.

Орлова И. Н., Авалкина Н. А. Методика приготовления препаратов целых зародышевых мешков культурных злаков // Цитология. 1985. Т. 27. № 2. С. 249—250.

Пополина Т. Г. Морфологические особенности формирования органов плодоношения у *Poa bulbosa* L. // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 1032—1039.

Приготовление препаратов целых зародышевых мешков пшеницы, ржи и тритикале: Методические указания // Сост.: И. Н. Орлова, Н. В. Авалкина. Л., 1985. 12 с.

Сарапульцев И. Е. Репродуктивная биология двух арктических видов мятлика // Экология. 1996. № 5. С. 345—349.

Сарапульцев И. Е. Популяционная структура псевдовивипарных арктических злаков (*Poa alpigena* (Blytt) Lindm. и *P. sublanata* Reverd.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Екатеринбург, 1998. 26 с.

Тиходеев О. Н. Генетический контроль апомиксиса // Эмбриология цветковых растений. Т. 3. СПб., 2000. С. 392—397.

Устинова Е. И. Сравнительное эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука // Бот. журн. 1944. Т. 29. № 5. С. 232—239.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.

Шишкинская Н. А., Савина Т. А., Синегубова Ю. В. Апомиксис у мятликов Камчатки // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Тр. междунар. симп. Саратов, 1994. С. 157—159.

Цвелёв Н. Н. Род *Poa* L. // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112—162.

Цвелёв Н. Н. Род *Poa* L. // Флора северо-востока Европейской части СССР. М., 1974. Т. 1. С. 188—200.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Albertini E., Porceddu A., Ferranti F. et al. Apospory and parthenogenesis may be uncoupled in *Poa pratensis*: a cytological investigation // Sex. Plant Reprod. 2001. Vol. 14. N 4. P. 213—217.

Nygren A. Cytological and embryological studies in arctic *Poa* // Symb. Bot. Uppsal. 1950. Vol. 4. P. 1—64.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. Berlin etc., 1969. 154 p.

SUMMARY

Two arctic bluegrasses *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. and *P. sublanata* Reverd. (*Poaceae*) combine sexual and vegetative (viviparous) modes of reproduction. We have described reproductive system of *P. sublanata* and discussed a role of apomictic seed production in propagation of both normal and viviparous plants, since the latter casually produce seeds. These species have an embryo sac of Polygonum-type, like *P. pratensis* L., some embryological features found in both arctic species are related to severe conditions in the tundra zone. Both sexual and viviparous *P. sublanata* specimens show slight apomictic traits, while respective forms of *P. alpigena* are clearly different, because only plants with normal flowers could reproduce by apomixis. Seed-forming *P. alpigena* have numerous ovules with two embryo sacs and with parthenogenetic embryos; polyembryony takes place too.

УДК 582.4/9.02+[582.4/.9:574.21] Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© Г. К. Зверева

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ПОВТОРНОМ ОТРАСТАНИИ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ТУВА)

G. K. ZVEREVA. FEATURES OF WATER REGIME OF STEPPE PLANTS AT AFTER-GROWING (CENTRAL TYVA)

Сибирский НИИ кормов
Новосибирская обл., пос. Краснообск
Поступила 27.11.2001

Изучено воздействие низкого срезания побегов на показатели водного режима у 7 видов степных растений Центральной Тувы, различающихся по кормовой ценности и способам формирования отавы. Показаны возрастание оводненности и интенсивности транспирации, ускорение темпов завядания у отрастающих побегов, что в целом свидетельствует об улучшении их водообеспеченности. Вместе с тем для них характерен и более высокий водный дефицит. Интенсивность проявления отмеченных особенностей водного режима при повторном отрастании растений зависит от частоты и длительности воздействия укосов.
Ключевые слова: водный режим, степные растения, Центральная Тува.

Жизнедеятельность растений степей во многом определяется адаптивными изменениями их водного режима. К настоящему времени достаточно подробно проанализированы основные черты водного режима степных растений разных природно-географических регионов (Свешникова, 1963, 1979, 1993; Горшкова, 1966; Измайлова, 1977, 1986; Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Бобровская, 1991, и др.). Изучение водообмена у растений степных сообществ Центральной Тувы показало выраженную подвижность и повышенные максимальные величины отдельных показателей (Горшкова, Зверева, 1982, 1988; Яблокова, 1982).

В немногочисленных работах, главным образом на примере древесных и травянистых культурных видов, рассмотрены особенности водного режима растений после удаления части надземной фитомассы, при этом в основном прослежены изменения оводненности и транспирации (Львов, Березнеговская, 1934; Кияшко, 1951; Изюмский, 1955; Коломиец, 1957; Казарян и др., 1958; Казарян, Карапетян, 1964; Казарян, Чилингарян, 1972; Гупало, 1969; Казарян, 1990, и др.). Авторами показано, что отчуждение улучшает водный режим оставшихся листьев и тем самым активизирует жизнедеятельность растений.

Нашей задачей было изучение некоторых аспектов водного обмена степных растений Центральной Тувы при разных режимах срезания их побегов.

Материал и методика

Исследования проводились в 1985—1990 гг. в Республике Тува в двух сообществах настоящей степи: карагановo-осоково-овсецовом (доминант *Helictotrichon desertorum*, содоминанты *Caragana pygmaea*, *Carex pediformis*) и колосняково-чиевом солонцеватом (доминат *Achnatherum splendens*, содоминант *Leymus paboanus*), расположенных в окр. оз. Хадын в центральной части Улуг-Хемской котловины. Низкому срезанию (1.0—2.5 см от поверхности почвы, пастбищный режим) подвергали 7 видов растений, различающихся по способам формирования отавы и степени поедаемости: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis*, *Iris humilis*, *Artemisia frigida* и *Phlomis tuberosa*.

Основной (первый) укос производился в первой декаде июня. Показатели водного режима растений изучали через 5, 10, 20, 30 и 40 дней после однократного срезания побегов, а также при отчуждении отавы в течение сезона вегетации с интервалами 5 дней — до 8 раз, 10 дней — до 4 раз (частые укосы), 30 дней — 2 раза. В течение 1985—1989 гг. исследовано воздействие низких укосов с промежутками 1 и 2 мес соответственно 3 и 2 раза за сезон. В пределах одного варианта срезания для каждого вида этикетировали 15—20 хорошо развитых средневозрастных генеративных особей, лишь у *Phlomis tuberosa* анализировались четырехлистные вегетативные побеги.

Содержание воды в листьях определяли гравитометрическим методом, интенсивность транспирации — методом быстрого взвешивания побегов (Иванов и др., 1950) с 3-минутной экспозицией, экспериментально найденной для степных растений (Копытова, Горшкова, 1977).

Реальный водный дефицит определяли в полуденные часы методом Штокера в модификации Чатского (Stocker, 1929; Čatský, 1962), интенсивность расходования водного запаса срезанными побегами — по А. А. Ничипоровичу (1926).

Годы исследований отличались разнообразными метеорологическими условиями. Так, в 1987, 1989 и 1990 гг. были засухи, благоприятное распределение осадков наблюдалось в 1986 г., повышенно увлажненными и более прохладными были вегетационные периоды 1985 и 1988 гг.

Результаты и обсуждение

Отрастающие после низкого укоса листья степных растений более оводнены по сравнению с неповрежденными особями, особенно в первую декаду после среза (рис. 1). Превышение контроля в это время достигало 20—35 %, причем в наибольшей степени оно проявилось у *Stipa pennata*. По мере роста содержание воды в листьях отавы постепенно снижается, и сокращается разница между опытными и контрольными данными. Так, через месяц после укоса срезанные растения превосходили контроль по содержанию влаги на 6—20 %, через 40 дней — на 5—13, через 2 месяца — на 2—10.

Повышенная оводненность тканей листа сохраняется и при частых срезах растений, причем превышение контроля в этом случае было больше, чем после однократного отчуждения. Например, у *Stipa pennata* оно достигало 46 %, у *Carex pediformis* — 27, у *Artemisia frigida* — 20. Более стабильны запасы воды у отав *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa*, влагообеспеченность листьев которых после частых срезов возрастала на 3—18 %. Диапазоны дневных отклонений у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* достигают 14—17 %, что в 2.1—5.8 раза больше контроля и составляет 22—28 % от максимальной оводненности опытных растений.

Двукратное отчуждение отавы с периодом в 1 мес способствовало увеличению уровня оводненности листьев у *Stipa pennata* на 20—23 %, *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* — на 4—12 %, показатели *Achnatherum splendens* и *Iris humilis* приближались к контролю. Подобные укосы в течение нескольких лет у первых трех видов постепенно снижали влажность листьев до контрольного уровня и меньше, у

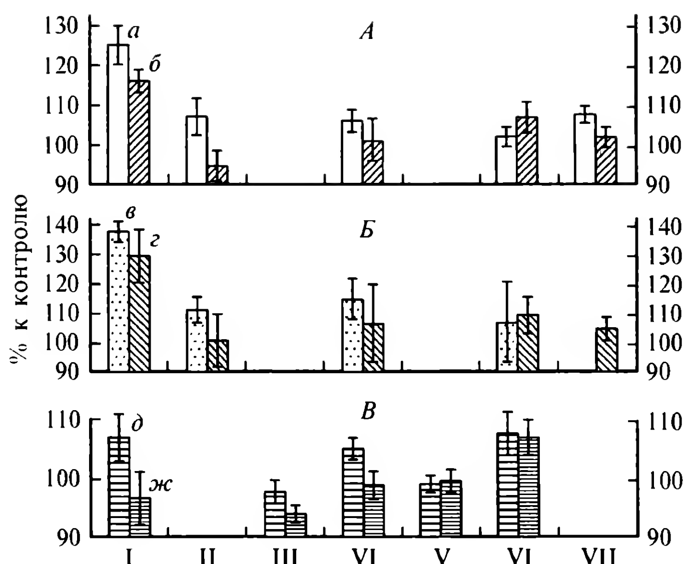


Рис. 1. Содержание воды в листьях степных растений при низком срезании надземной массы.

Виды растений: I — *Stipa pennata*, II — *Festuca valesiaca*, III — *Achnatherum splendens*, IV — *Carex pediformis*, V — *Iris humilis*, VI — *Artemisia frigida*, VII — *Phlomis tuberosa*. Режим укосов: *А* — однократный (*а* — через 10 дней, *б* — через 30 дней после срезания), *Б* — с интервалами в 5 (*в*) и 10 (*г*) дней в течение сезона вегетации (*А*, *Б* — среднее за 1986—1990 гг.), *В* — с интервалами 1 (*д*) и 2 (*ж*) мес в течение нескольких лет (среднее за 1985—1989 гг.). Оводненность рассчитывалась в % к сырой массе.

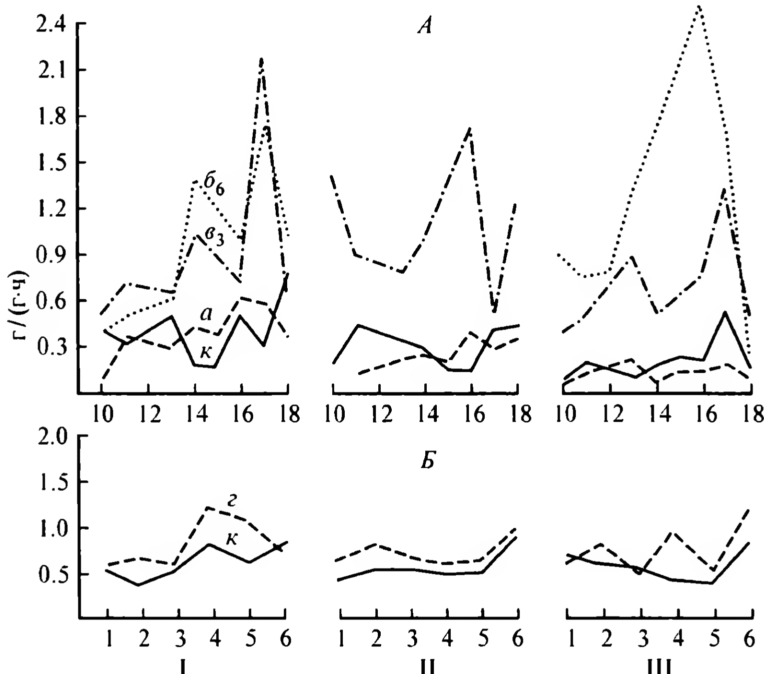


Рис. 2. Влияние низких укосов на интенсивность транспирации степных растений Тувы.

Виды растений: I — *Stipa pennata*, II — *Carex pediformis*, III — *Artemisia frigida*. *А* — интенсивность транспирации через месяц после отчуждения (*а*), а также после укосов с периодами в 5 (*б*) и 10 (*в*) дней (7 VII 1987). Индексом показан номер отавы, *к* — неповрежденные растения. *Б* — среднедневные значения интенсивности транспирации при укосах с интервалом в 1 мес (*г*). Даты наблюдений: 1 — 22 VII 1985; 2 — 28 VIII 1985; 3 — 31 V 1986; 4 — 1 VII 1986; 5 — 7 VIII 1986; 6 — 4 VI 1987.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации у степных растений Тувы после низких укосов (среднее за 1985—1987 гг.)

Виды	Интенсивность транспирации (доля таковой у неповрежденных растений, %)				
	после однократного укоса		при укосах		
	через 10 дней	через 30 дней	с интервалом в 5 дней	с интервалом в 10 дней	в течение 1985—1987 гг., с периодом в 1 мес
Stipa pennata	174.6 ± 7.40 / 202.8 ± 29.81	107.5 ± 3.74 / 96.9 ± 10.83	221.0 ± 7.64 / 203.4 ± 15.35	210.6 ± 2.35 / 223.9 ± 26.73	133.1 ± 13.25 / 141.5 ± 32.32
Festuca valesiaca	90.4 ± 4.67 / 219.1 ± 13.87	103.7 ± 5.38 / 147.9 ± 10.44	—	—	—
Carex pediformis	128.4 ± 1.91 / 147.7 ± 4.48	105.8 ± 14.65 / 133.6 ± 21.92	146.4 ± 8.84 / 169.2 ± 4.56	141.2 ± 24.95 / 175.2 ± 16.55	122.0 ± 6.84 / 137.1 ± 15.00
Iris humilis	—	139.1 ± 16.08 / 150.7 ± 20.11	—	—	141.8 ± 20.12 / 164.0 ± 31.3
Artemisia frigida	112.9 ± 2.90 / 125.2 ± 22.96	82.7 ± 15.2 / 89.8 ± 9.43	322.0 ± 89.8 / 304.0 ± 34.0	125.7 ± 6.08 / 113.2 ± 14.95	130.2 ± 18.17 / 137.1 ± 26.01
Phlomis tuberosa	88.5 ± 6.74 / 78.3 ± 9.87	100.5 ± 6.93 / 105.0 ± 9.21	—	—	—

Примечание. В числителе — среднедневное, в знаменателе — максимальное дневное значение.

последних двух видов заметных изменений не наблюдалось. Двухмесячный период между укосами в течение нескольких летних периодов не оказывает существенного влияния на содержание воды в отавах.

Несмотря на близость опытных и контрольных величин по влажности, листья отав после отчуждения побегов в течение нескольких лет отличались бо́льшим размахом дневных отклонений оводненности, о чем свидетельствуют более высокие коэффициенты их вариации, превышающие контроль в среднем в 1.2—2.4 раза. Так, у растений, срезавшихся третий год, разница между утренними и дневными часами колебалась от 6.4 до 14.4 %, у неповрежденных особей она составила 1.7—7.1 %.

У растений, отрастающих после однократного укоса, в основном выше интенсивность транспирации (табл. 1; рис. 2). По мере роста срезанных побегов опытные данные приближались к контрольным. При этом через 10 дней после укоса среднедневные значения транспирации у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* превышали контроль в 1.3—1.8 раза, у *Artemisia frigida* — в 1.1—1.2 раза, резкое повышение потерь влаги в полуденные часы наблюдалось у *Festuca valesiaca* и только у отавы *Phlomis tuberosa* отмечался пониженный уровень транспирации. Сближение опытных и контрольных величин у *Carex pediformis* и *Artemisia frigida* наблюдалось через 2 недели, у *Stipa pennata* и *Festuca valesiaca* — через 1 мес, но полного совпадения не было и спустя 2 мес после укоса.

Дополнительное воздействие на интенсивность транспирации оказали погодные условия отдельных лет. Так, усиленные осадки в июне 1987 г. примерно в равной степени, в 1.1—1.3 раза, способствовали повышению интенсивности транспирации опытных и контрольных особей по сравнению с тем же периодом более сухого предыдущего года. Засухи снижают транспирационные потери влаги, причем в опыте в среднем в 1.5—5.4 раза, а в контроле — в 1.3—2.8 раза.

Наиболее интенсивным расходом воды на транспирацию отличались часто-срезаемые побеги. Они превосходили контроль по среднедневным значениям в 1.3—2.3 раза, по максимальным — в 1.3—4.8 раза, а по наименьшим — в 1.3—3.3 раза. Причем кривая дневного хода их транспирации часто не синхронна контрольным

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты линейной корреляции (*r*) между показателями у неповрежденных растений (*к*) и отрастающих после низких укосов (*о*)

Виды	Коэффициенты корреляции между интенсивностью транспирации (г/г · ч) и			
	температурой воздуха в травостое, °С		оводненностью листа, % к сыр. массе	
	о	*к*	*о*	*к*
	Первая отава через месяц после отчуждения (1985—1987 гг.)			
Stipa pennata	0.77***	0.48*	0.20	0.13
Carex pediformis	0.66**	0.57*	0.62**	0.56**
Artemisia frigida	0.56**	0.48*	0.49**	0.60**
	Третья отава через месяц после отчуждения с интервалом в 10 дней (1986—1987 гг.)			
Stipa pennata	0.38	0.45*	0.03	0.13
Carex pediformis	0.12	0.30	0.10	0.89***
Artemisia frigida	0.49	0.56*	0.44	0.66**

Примечание. Достоверно при уровне значимости (*P*): *P = 0.05; **P = 0.01; ***P = 0.001.

изменениям, имеет особенно пульсирующий многовершинный характер, с более высокими подъемами, что может свидетельствовать о повышенной напряженности их водного баланса. С увеличением количества укосов интенсивность транспирации и ее дневная вариабельность возрастает, особенно при отчуждении через 5 дней.

Расчеты коэффициентов корреляции выявили взаимосвязи транспирации с температурой воздуха и оводненностью листьев (табл. 2). Причем у растений через 1 мес после укоса они в основном были выше, чем у неповрежденных особей, что, вероятно, обусловлено большей сбалансированностью их водного режима в связи с улучшением водоснабжения за счет увеличения корнеобеспеченности. Напротив, у растений после частых укосов зависимостей между этими показателями практически не наблюдалось, что может свидетельствовать о повышенной напряженности их водного режима.

Растения, срезаемые в течение нескольких лет с периодом в 1 мес, в основном отличались более высокой среднедневной интенсивностью транспирации, более мощными максимальными и немного повышенными минимальными значениями. Вариабельность этого показателя в большинстве случаев была выше у опытных особей.

Интенсивность завядания листьев у повторно отрастающих растений в целом выше по сравнению с неповрежденными, что проявилось при расчетах потерь влаги как по отношению к их первоначальной массе, так и исходной оводненности. При этом более четкие различия между вариантами срезания у одного вида получены при пересчете количества испарившейся влаги к единице листовой массы. Вместе с тем в подавляющем большинстве случаев повышенные водные запасы повторно отрастающих побегов характеризуются и более высокими темпами их отдачи при завядании.

После однократного среза особенно резкие различия между опытными и контрольными побегами наблюдались в первую декаду, в дальнейшем, по мере отрастания отавы, они постепенно сокращались (рис. 3). При этом в разные годы через 10 дней после отчуждения побеги злаков и полыни превышали контроль по интенсивности потери массы на 21—86 %, а осоки и зопника — на 4—23 %.

Отчуждение побегов с периодами 5 и 10 дней в течение полутора месяцев способствовало еще большему увеличению скорости обезвоживания. Например, наибольшее превышение контрольных величин — в 1.4—3.0 раза — наблюдалось у отав *Artemisia frigida*; у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* оно достигло 130 %, у *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* отдача влаги возросла в 1.2—1.8 раза. Отметим, что с ростом числа укосов через 5 дней интенсивность потери массы у *Stipa pennata* и

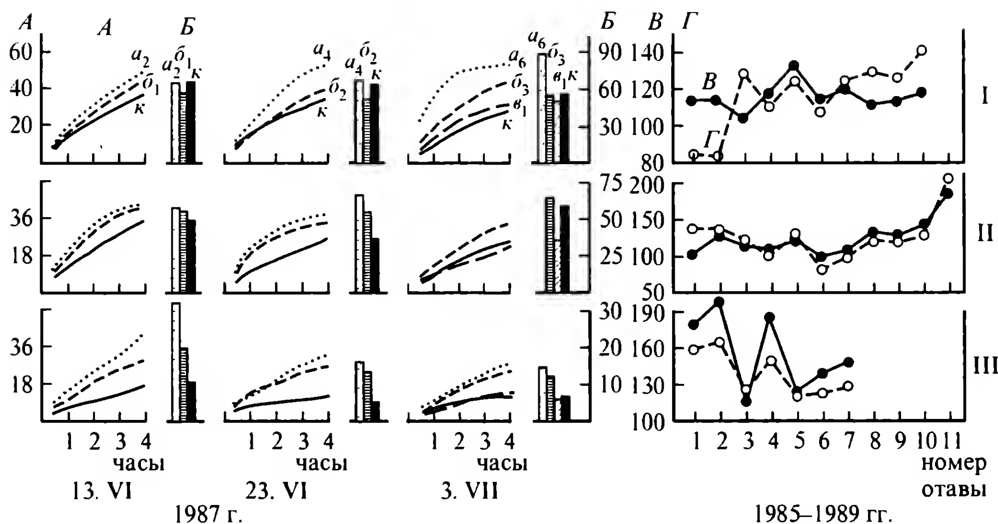


Рис. 3. Интенсивность завядания листьев степных растений после низких укосов.

Виды растений: I — *Stipa pennata*, II — *Carex pediformis*, III — *Artemisia frigida*. Интервал между укосами: *а* — 5 дней; *б* — 10; *В*, *Г* — 30. Время после однократного укоса: $б_1$ — 10 дней; $в_1$ — 30. Индексом указан номер отавы, *к* — контрольные неповрежденные растения. *А* — потеря массы растений, % к первоначальной; *Б* — потеря водного запаса через 4 ч завядания, % к первоначальному. Потеря через 4 ч завядания, % к контролю: *В* — массы; *Г* — водного запаса.

Carex pediformis постепенно возрастает; у *Artemisia frigida*, напротив, на фоне резкого превышения опытных данных над контрольными — немного снижается. При отчуждении с интервалом в 10 дней у *Stipa pennata* и *Carex pediformis* в целом сохранялась тенденция к возрастанию скорости обезвоживания, для *Festuca valesiaca* и *Phlomis tuberosa* было характерно постепенное уменьшение темпов завядания, у *Artemisia frigida* однозначных изменений в разные годы исследований не наблюдалось.

Повышенные темпы отдачи влаги срезанными листьями имели место также и при укосах растений в течение нескольких лет с периодом в 1 мес. В этом случае с ростом числа отчуждений у *Achnatherum splendens* имело место постепенное снижение темпов обезвоживания и приближение их к контролю; у *Stipa pennata* и особенно у *Carex pediformis*, напротив, скорость водоотдачи возрастала; более резкие колебания и заметное превышение контрольного уровня отмечалось у *Artemisia frigida*.

Несмотря на повышенную оводненность, отрастающие после укосов растения испытывают и более высокий водный дефицит по сравнению с неповрежденными особями, что, вероятно, обусловлено их большими потребностями влаги на ростовые процессы. Об этом свидетельствует также повышенная на 5—30% водоемкость тканей опытных растений, которая определяется количеством воды в побегах после насыщения (Новогрудский, 1946).

Наибольшее увеличение дефицита влаги по сравнению с неповрежденными растениями — в 2.0—4.5 раза — отмечалось у особей через 5—10 дней после отчуждения и при частых укосах. Превышение контроля в большинстве случаев в 1.1—1.8 раза было характерно и для растений, срезавшихся в течение нескольких сезонов вегетации, при этом чуть более высокий уровень водного дефицита наблюдался у особей при отчуждении с интервалом в 1 мес.

В целом при срезании растений усиливается фенотипическое варьирование количественных признаков (табл. 3), что связано с изменением корне-листных отношений и ростовыми процессами, а также с повышенной чувствительностью отавы к воздействию метеорологических факторов, поэтому у повторно отрастающих побегов отмечаются не только более высокие максимальные, но и нередко пониженные минимальные значения показателей водного режима.

ТАБЛИЦА 3

Фенотипическое варьирование показателей водного режима у неповрежденных растений (I) и отрастающих после срезания надземной массы (II)

Виды	Оводненность листьев, % к сыр. массе		Интенсивность транспирации, г/г · ч		Отдача воды срезанными побегами за 4 ч, % к первоначальной массе		Реальный водный дефицит, %	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Stipa pennata	56.7 / 33.9	64.1 / 28.6	1.77 / —	2.14 / —	41.1 / 19.6	53.7 / 13.8	32.4 / 1.6	46.5 / 4.3
Achnatherum splendens	63.8 / 50.8	62.2 / 49.5	Нет данных	Нет данных	38.9 / 21.6	40.5 / 25.2	11.5 / 2.0	16.4 / 2.3
Festuca valesiaca	51.2 / 30.5	54.2 / 27.8	1.36 / —	2.98 / —	36.4 / 30.9	53.4 / 44.6	47.4 / 9.4	50.0 / 13.9
Carex pediformis	55.3 / 20.4	70.2 / 19.1	2.47 / —	2.64 / —	41.8 / 10.9	43.8 / 11.0	41.9 / 1.2	51.8 / 1.5
Artemisia frigida	74.0 / 40.5	80.7 / 41.2	1.44 / —	1.54 / —	25.6 / 4.9	42.6 / 5.5	28.5 / 1.4	42.6 / 2.1
Phlomis tuberosa	73.6 / 62.6	79.8 / 63.9	2.68 / —	1.83 / —	41.7 / 21.5	48.4 / 38.5	18.0 / 10.5	34.1 / 11.0
Iris humilis	82.9 / 71.5	85.0 / 68.4	2.19 / —	1.89 / —	25.8 / 6.3	20.2 / 5.7	21.1 / 4.5	28.0 / 6.6

Примечание. В числителе — максимальное, в знаменателе — минимальное значения.

Заключение

Срезание зеленых побегов увеличивает соотношение между надземной и подземной массой у степных растений, что приводит к улучшению их водообеспеченности. У отавы возрастают оводненность и интенсивность транспирации, что может способствовать активизации процессов биосинтеза. Ускорение темпов завядания возможно свидетельствует об увеличении в отрастающих побегах доли «свободной» воды, считающейся наиболее активной частью влаги, повышенное содержание которой усиливает ростовые и синтетические процессы (Петинов, 1963; Гусев, 1969; Алексеев, 1971, и др.).

Формирование водного дефицита происходит за счет дисбаланса между поступлением и расходом воды, а также за счет ее утилизации в процессе метаболизма и изменения количества гидрофильных соединений (Журавлева, 1992; Шереметьев, Мамушина, 1997). Наблюдаемое нами при повторном отрастании растений довольно значительное возрастание водного дефицита, возможно, обусловлено повышенной гидрофильностью их тканей и усиленной тратой воды на транспирацию и биосинтетические реакции. Об увеличении потенциальной гидрофильности листьев может свидетельствовать также немного возросшая их водоемкость у отавы.

Интенсивность проявления отмеченных особенностей водного режима при повторном отрастании растений зависит от частоты и длительности воздействия укосов. Так, наиболее резкое увеличение оводненности и скорости завядания листьев, транспирационных потерь и реального водного дефицита наблюдается в первые 5—10 дней после однократного укоса и особенно при частых срезах с интервалами 5—10 дней. В последнем случае отмечается наибольшая вариабельность дневного содержания воды в листьях и наименьшая связь интенсивности транспирации с факторами внешней среды.

При срезании растений с периодами в 1—2 мес в течение нескольких сезонов вегетации оводненность листьев практически не возрастает, но водные запасы отавы

достаточно подвижны, о чем свидетельствуют широкий размах их дневных отклонений, повышенная интенсивность транспирации и более быстрые темпы завядания.

В целом также можно выделить, что в большинстве случаев виды растений, отличающиеся повышенной подвижностью водного режима, сохраняют это свойство и при повторном отрастании.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. М. О молекулярной структуре внутриклеточной воды и ее возможном физиологическом значении // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. М., 1971. С. 11—23.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 154 с.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., 1966. 274 с.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. 115 с.

Гусев А. Н. Современные представления о структуре воды и белковых веществ и об их связи с изучением водного режима растений // Водный режим сельскохозяйственных растений. М., 1969. С. 72—93.

Гупало П. И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М., 1969. 252 с.

Журавлева Н. А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция. Новосибирск, 1992. 140 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н. О водном режиме *Artemisia frigida* Willd. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л., 1977. С. 207—214.

Измайлова Н. Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 99—126.

Изюмский П. П. Влияние удаления ветвей и сучьев на состояние древесных пород // Зап. Харьковск. с.-х. ин-та. 1955. Т. 10(47). С. 33—39.

Казарян В. С. Физиологические аспекты эволюции от древесных к травам. Л., 1990. 348 с.

Казарян В. О., Авунджян Э. С., Карапетян К. А. О природе омолаживающего влияния формовки на деревья и кустарники // Докл. АН АрмССР. 1958. Т. 26. № 3. С. 187—191.

Казарян В. О., Карапетян К. А. О влиянии обрезки на фотосинтетическую активность листьев плодовых и декоративных пород // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. 1964. Т. 17. № 10. С. 3—13.

Казарян В. О., Чилингарян А. А. О влиянии обрезки на скорость изменения некоторых физиологических показателей листьев тополя // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. 1972. Т. 18. С. 73—79.

Кияшко П. И. Влияние обрезки на физиологические процессы у плодовых деревьев // Сад и огород. 1951. № 10. С. 24—25.

Коломиец И. А. Физиологическое действие обрезки // Сад и огород. 1957. № 12. С. 34—36.

Копытова Л. Д., Горшкова А. А. Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 53—95.

Львов С. Д., Березнеговская Л. Н. К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1934. Сер. 4. Вып. 1. С. 135—170.

Ничипорович А. А. О потере воды срезанными растениями в процессе завядания // Опытная агрономия Юго-Востока. 1926. Т. 3. Вып. 1. С. 79—92.

Новогрудский Д. М. Зависимость суточных изменений содержания воды в листьях и узелках кущения пшеницы от изменений их водоемкости // Докл. АН СССР. 1946. Т. 52. № 9. С. 823—825.

Петинов Н. С. Взаимосвязь водного режима и некоторых физиологических процессов растений с их продуктивностью в условиях различного водоснабжения // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963. С. 3—22.

Свешникова В. М. Материалы по водному режиму полыней Казахстана // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1963. Сер. 3. Геоботан. Вып. 15. С. 175—190.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей. Л., 1979. 192 с.

Свешникова В. М. Водный режим дерновинных злаков Евроазиатской степной области // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 67—79.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Шереметьев С. Н., Мамушина Н. С. О дефиците водного насыщения в листьях травянистых растений // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 4. С. 102—113.

Яблокова Л. Н. Осмотическое давление, сосущая сила и фракционный состав воды листьев степных ксерофитов Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 41—47.

Čatský I. Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves // Biol. Plantarum. Praha. 1962. N 4. P. 306—314.

Stocker O. Über die Höhe das Wasserdefizits bei Pflanzen verschiedener Standorte // Erdiszeit Kisezletek. 1929. Bd 31. S. 104—114.

SUMMARY

The effect of low sprout cutting on the parameters of the water regime was studied for 7 steppe plants differing in their feed value and ways of the after-grass formation. Increase of the water content and the transpiration intensity, acceleration of the fading rate in growing sprouts were shown. This provides an evidence of an improvement of water supply of the plants under study. At the same time, a higher water deficit is typical for the experimental plants. The intensity of manifestation of the mentioned features of the water regime depends on the frequency and duration of effect of the sprout cutting.

УДК 581.13.8.+581.144 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© З. Ф. Рахманкулова, И. Ю. Усманов

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ У РАСТЕНИЙ В НОРМЕ И ПРИ ДЕФИЦИТЕ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Z. F. RAKHMANKULOVA, I. Yu. USMANOV. PATTERNS OF BIOMASS ALLOCATION IN PLANTS GROWN UNDER NORMAL AND DEFICIENT MINERAL NUTRITION

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
Поступила 2.09.2000
Окончательный вариант получен 10.10.2002

Исследовали изменения сухого веса, относительной скорости роста (ОСР), отношения побег : корень (ОПК), отношения площади листьев к массе целого растения (ПЛМ) у травянистых видов растений, относящихся к разным типам адаптивных стратегий: *Amaranthus retroflexus*, *Vicia sativa*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*. Анализ взаимосвязи соотношений ОПК и ПЛМ показал, что растения, различающиеся по интенсивности роста и устойчивости к стрессу, имеют разную стратегию распределения биомассы в неблагоприятных условиях. Малоустойчивые растения реагируют на стресс перераспределением ассимилятов в корневую систему или в семена, что, в свою очередь, приводит к снижению ассимиляционной поверхности и снижению интенсивности фотосинтеза в расчете на растение. У устойчивых видов при стрессе наблюдается значительное увеличение площади листовой поверхности, приходящейся на единицу веса. Такая стратегия при стрессе позволяет дольше сохранить и меньше снизить ОСР за счет сохранения ассимиляционной поверхности.
Ключевые слова: *Amaranthus retroflexus*, *Vicia sativa*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense*, биомасса, отношение побег : корень, относительная скорость роста, минеральное питание, адаптация.

Уровень минерального питания влияет на распределение сухого вещества между надземной частью растения и корнем (Zsoldos et al., 1990; Andrews, 1993; Cakmak et al., 1994; Ericsson, 1995). Действие минерального питания на отношение проросток : корень опосредовано через рост и синтез белка (Andrews et al., 1999). J. Grime (1979) классифицировал медленнорастущие растения как «стресс-толеранты» (S) и быстрорастущие как «конкуренты» (C) и «рудералы» (R). При этом конкуренты в стрессовых условиях за счет быстрого роста захватывают большую долю лимитированных ресурсов, в то время как рудералы быстро завершают жизненный цикл и переходят к репродуктивному развитию. Таким образом, разные виды растений по-разному решают дилемму: рост или устойчивость. Это происходит, по мнению D. Herms и W. Mattson (1992), из-за того, что вторичный метаболизм и структурные изменения, связанные с устойчивостью, отвлекают ресурсы от создания новой листовой поверхности. Известно, что химический состав быстро- и медленнорастущих растений различается. При этом было показано, что цена синтеза биомассы целого растения у тех и других растений близка по значению и не может объяснить различия в относительной скорости роста (Poorter, Bergkotte, 1992).

Интенсивность относительной скорости роста (ОСР) у большинства травянистых видов растений в большей степени зависит от отношения площади листьев к массе

целого растения (ПЛМ) и в меньшей степени от скорости нетто-ассимиляции (СНА). Исключение составляют C_4-виды, у которых ОСР значительно зависит от СНА, так как интенсивность ассимиляции у них выше, чем у C_3-растений (Poorter, 1991). В то же время показано, что у рудералов (быстрорастущих неустойчивых видов, среди них много представителей C_4-растений) в благоприятных условиях высокие значения относительной скорости роста обеспечиваются увеличением ПЛМ (Poorter, Pothmann, 1992). Можно предположить, что различия в интенсивности роста и устойчивости у разных видов растений в значительной степени определяются особенностями перераспределения биомассы.

Цель работы — сравнительное изучение особенностей распределения биомассы между побегом и корнем у быстрорастущих неустойчивых видов (рудералов) и медленнорастущих устойчивых видов (стресс-толерантов) в норме и при дефиците элементов минерального питания.

Материал и методика

В качестве объектов исследования были использованы *Amaranthus retroflexus* L., *Festuca pratensis* Huds., *Dactylis glomerata* L., *Medicago sativa* L., *Trifolium pratense* L., *Vicia sativa* L.

Поскольку для травянистой растительности характерно проявление смешанных типов эколого-ценотических стратегий, можно говорить лишь о преобладании какой-либо стратегии. Нами были выбраны виды, относимые к 2 типам стратегии. Например, овсяница, ежа, клевер, люцерна — виды, принадлежащие к смешанному типу стратегий, но с преобладанием свойств S-стратегов (стресс-толерантов) (т. е. для них характерна устойчивость к неблагоприятным условиям и более медленный рост). Щирица — вид с преобладанием свойств R-стратегов (рудералов) (т. е. быстро наращивает биомассу при появлении легкодоступных ресурсов и малоустойчива к стрессу) (Grime, 1979; Миркин и др., 1985). Вика — культурный вид. По устойчивости, реакции на стрессовое воздействие и конечной продуктивности культурные виды часто относят к R-стратегам (Миркин, 1986).

Растения выращивали в сосудах с песком на светоплощадке (освещенность 150 Вт/м^2 ФАР, длина светового периода 14 ч) при температуре 20—22 °С. На 7-е сут от прорастания часть растений пересаживали на 0.5 питательный раствор Хогланда-Арнона, а оставшиеся выращивали на 0.01 питательном растворе, т. е. при дефиците элементов минерального питания. Измерения проводили на 30—90 дневных растениях.

В ходе проведенных экспериментов определяли сухую массу надземных и подземных органов. Сухую массу определяли после высушивания частей растений в термостате при 90 °С в течение суток. Рассчитывали ОПК как отношение сухой массы побег : корень, ПЛМ — как отношение площади листьев к сухой массе целого растения, ОСР — как отношение прироста биомассы целого растения к его сухому весу за сутки (Бидл, 1989). Все измерения проводили в 5-кратной биологической и 4-кратной аналитической повторностях.

Результаты и их обсуждение

Биомасса — наиболее общий показатель жизненного состояния растений (Миркин, 1985). В качестве одного из основных критериев выделения адаптивных стратегий используется относительная скорость роста (ОСР), которая определяется по скорости накопления биомассы (Grime, 1979). Измерения относительной скорости роста показали, что наибольший прирост на единицу биомассы в нормальных условиях был у *Amaranthus retroflexus*: он составил 0.107 мг/мг · сут (рис. 1). При определении типа стратегии также используется показатель изменчивости накопления биомассы при разной обеспеченности ресурсами (Bazzaz, 1979). При неблаго-

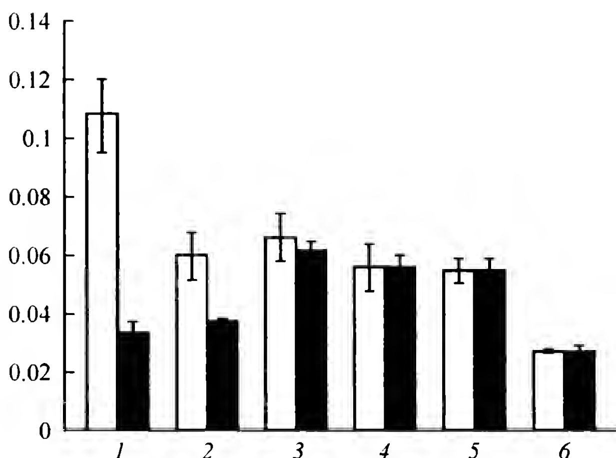


Рис. 1. Изменение относительной скорости роста при дефиците элементов минерального питания.
1 — Amaranthus retroflexus, 2 — Vicia sativa, 3 — Festuca pratensis, 4 — Dactylis glomerata, 5 — Medicago sativa, 6 — Trifolium pratense. Бары — стандартная ошибка. По оси ординат — относительная скорость роста, мг/мг · сут.

приятных условиях наблюдали снижение биомассы, наиболее значительное (на 69.3 % от контроля) у *Amaranthus retroflexus*, меньше у *Vicia sativa* (на 37.9 %) и незначительное у *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* (в среднем на 2 %). Полученные данные свидетельствуют о том, что представители разных адаптивных стратегий проявили характерные различия в интенсивности роста в норме и в устойчивости к дефициту элементов минерального питания на ранних стадиях развития (30-дневные растения) в лабораторных условиях.

Из рис. 2 видно, что ОПК у всех исследованных растений независимо от уровня минерального питания и вида растений возрастает с увеличением сухого веса (корреляция между ОПК и изменением сухого веса в процессе эксперимента составляет r = 0.71). Полученные нами результаты согласуются с данными M. Andrews с соавт. (1999), которые показали, что ОПК возрастает с увеличением сухого веса и не зависит от форм азотного питания, а также с данными J. Gedroc с соавт. (1996), которые показали, что ОПК изменяется по мере роста и развития растений.

Известно, что при разных условиях минерального питания у видов разных экологических групп наблюдается разное соотношение корней и надземной части

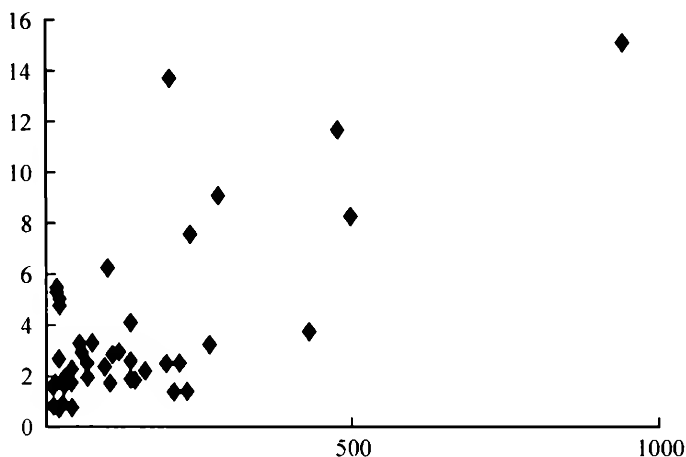


Рис. 2. Изменение отношения побег : корень в зависимости от сухого веса растений.
По оси ординат — отношение побег : корень, абс. цифры; по оси абсцисс — сухой вес, мг.

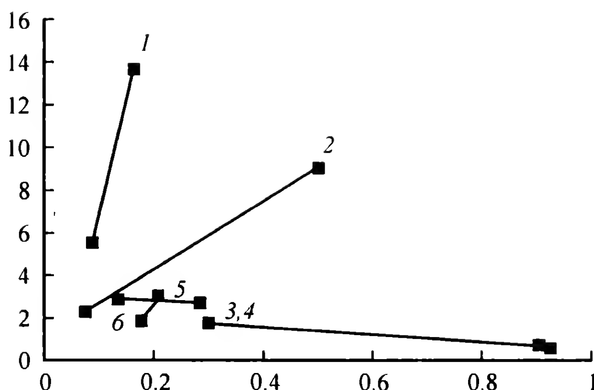


Рис. 3. Изменение отношения побег : корень и отношения площади листьев к массе целого растения при дефиците элементов минерального питания у разных видов растений (А — норма, Б — дефицит элементов минерального питания).

1 — Amaranthus retroflexus, 2 — Vicia sativa, 3 — Festuca pratensis, 4 — Dactylis glomerata, 5 — Medicago sativa, 6 — Trifolium pratense. По оси ординат — ОПК, абс. цифры, по оси абсцисс — ПЛМ см^2/г.

(Grime, 1979; Hunt, Nicholls, 1986; Кудоярова и др., 1999). При стресе (дефиците элементов минерального питания) у устойчивых видов ОПК снижается: у *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* в среднем в 1.7 раза, у *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* в среднем в 2.04 раза; у малоустойчивых видов *Amaranthus retroflexus*, *Vicia sativa* ОПК снижается еще больше, в среднем в 3.2 (рис. 3). Это означает, что у малоустойчивых видов на фоне общего существенного снижения ОСР в условиях дефицита элементов минерального питания идет более значительное перераспределение и отток ассимилятов в корневую систему.

Анализ взаимосвязи ОПК и ПЛМ показал, что растения, различающиеся по интенсивности роста и устойчивости к стрессу, имеют разную стратегию распределения биомассы в неблагоприятных условиях (рис. 3). Так, у малоустойчивого и быстрорастущего *Amaranthus retroflexus* наблюдается существенное снижение ОПК (в 2.5 раза) и менее выраженное — ПЛМ (в 1.8 раза). У устойчивых, медленнорастущих видов *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* имеет место значительный рост ПЛМ (в 4.5 раза) и снижение ОПК (в 2.1 раза) на фоне уменьшения ОСР целого растения. У *Medicago sativa*, *Trifolium pratense* изменения ОПК и ПЛМ были незначительными. У малоустойчивой и медленнорастущей *Vicia sativa* в условиях дефицита элементов минерального питания наблюдается как снижение ОПК, так и ПЛМ, т. е. уменьшение биомассы надземной части растения сопровождается снижением и площади листовой поверхности, что, в свою очередь, и обуславливает значительное подавление относительной скорости роста целого растения при стрессе, т. е. данный вид по реакции на стресс занимает промежуточное положение между рассмотренными двумя группами растений.

Таким образом, малоустойчивые растения (рудералы) реагируют на стресс перераспределением ассимилятов в корневую систему или в семена (Grime, 1979), что, в свою очередь, приводит к снижению ассимиляционной поверхности и снижению продуктивности в расчете на растение.

У устойчивых видов (стресс-толерантов) при стрессе наблюдаются или незначительные изменения ОПК и ПЛМ, или существенное увеличение площади листовой поверхности приходящейся на единицу веса. Такая стратегия при стрессе позволяет в меньшей степени снизить продукционную функцию растительного организма за счет сохранения ассимиляционной поверхности и соответственно фотосинтеза в расчете на растение. Другими словами, в процессе эволюции у растений выработались компенсаторные механизмы, различающиеся у устойчивых и неустойчивых видов, которые обеспечивают надежность системы целого растения в экстремальных условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бидл К. Л. Анализ роста растений // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А. Т. Мокроносова, А. Г. Ковалева. М., 1989. С. 54—56.

Кудоярова Г. Р., Весслов С. Ю., Усманов И. Ю. Гормональная регуляция соотношения биомассы побег : корень при стрессе // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 633—641.

Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.

Миркин Б. М. Что такое растительное сообщество. М., 1986. 164 с.

Andrews M. Nitrogen effects on the partitioning of dry matter between shoot and root of higher plants // Curr. Topics Plant Physiol. 1993. Vol. 1. P. 119—126.

Andrews M., Sprent J., Raven J., Eady P. Relationships between shoot and root ratio, growth and leaf soluble protein concentration in *Pisum sativum, Phaseolus vulgaris* and *Triticum aestivum* under different nutrient deficiencies // Plant, Cell Envir. 1999. Vol. 22. P. 949—958.

Bazzaz F. A. The physiological ecology of plant succession // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 351—371.

Cakmak I., Hengeler C., Marschner H. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency // J. Experim. Bot. 1994. Vol. 45. P. 1245—1250.

Ericsson T. Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability // Plant and Soil. 1995. P. 168—169, 205—214.

Gedroc J., McConnaughay K. D. M., Coleman J. Plasticity in root shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? // Function. Ecol. 1996. Vol. 10. P. 44—50.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc., 1979. 222 p.

Herms D., Mattson W. The dilemma of plants: to grow or defend // Quart. Rev. Biol. 1992. Vol. 67. N 3. P. 283—335.

Hunt R., Nicholls A. O. Stress and the coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants // Oicos. 1986. Vol. 47. N 2. P. 149—158.

Poorter H. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological and physiological consequences // Causes and Concequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants / Eds Lambers H. et al. Utrecht, 1991. P. 45—68.

Pearler H., Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate // Plant, Cell Envir. 1992. Vol. 15. P. 221—229.

Poorter H., Pothmann P. Growth and carbon economy of a fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny // New Phytol. 1992. Vol. 120. P. 159—166.

Zsoldos F., Haunold E., Herger P., Vashegyi A. Effects of sulphate and nitrate on K^+ uptake and growth of wheat and cucumber // Physiol. Plant. 1990. Vol. 80. P. 425—430.

SUMMARY

A changing of dry weight, of relative growth rate (RGR), of shoot : root relation (SRR), of ratio of total leaf area and total plant weight (LAR), of various types of adaptive strategies: *Amaranthus retroflexus, Vicia sativa* L., *Festuca pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Medicago sativa* L., *Trifolium pratense* L. were researched. Joint analysis of correlations SRR and LAR has shown that plants distinguished on intensities of growth and of stability have had a different strategy of biomass allocation in stress conditions. The lowstable plants respond to stress by redistribution of the assimilates to the root system that in turn brings about reducing assimilation surfaces and reducing of photosynthesis intensity in the plant. At the stable types of plants are observed significant increasing of total leaf area accounting to the plant weight under stress. Such strategy allows to save and less reduce RGR to the account of conservation of the assimilation surfaces under stress.

УДК 581.1 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© Е. Н. Репин

СОСТАВ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ, СОДЕРЖАНИЕ ВОДЫ И ТРАНСПИРАЦИЯ У *PINUS DENSIFLORA* И *PINUS × FUNEBRIS* (*PINACEAE*)

E. N. REPIN. COMPOSITION OF PLASTID PIGMENTS, WATER CONTENT AND TRANSPIRATION IN *PINUS DENSIFLORA* AND *PINUS × FUNEBRIS* (*PINACEAE*)

Горнотаежная станция им. В. Л. Комарова ДВО РАН
692533 пос. Горнотаежное, Уссурийский район, Приморский край
Факс 8(241)9-11-19
Поступила 18.10.2000
Окончательный вариант получен 26.02.2002

Анализируются данные, полученные при измерении скорости транспирации, содержания воды в хвое, коре ствола и ветвей, а также состава и количества пигментов хлоропластов хвои *Pinus densiflora* и *Pinus × funerbris*, растущих в дендрарии Горнотаежной станции. Хотя общая картина динамики элементов водного режима примерно одинакова, их количественные выражения различаются. Динамика накопления пластидных пигментов, а также концентрация пигментов на единицу веса хвои у исследуемых видов сосны также неодинаковы.

Ключевые слова: транспирация, содержание воды, пластидные пигменты, виды *Pinus*, Уссурийский край.

Сосна густоцветковая (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc.) и сосна могильная (*Pinus × funebris* Kom.) относятся к видовому ряду *Sinenses*, который принадлежит к подсекц. *Silvestres* секц. *Eupitys* подрода *Pinus* (Бобров, 1978). Оба вида в настоящее время довольно хорошо изучены (Урусов, 1999). Их морфология во многом сходна, а современные места произрастания, напротив, имеют различия. Сосна могильная распространена на западе и в центральных районах Приморского края, т. е. в континентальной его части. Сосна густоцветковая тяготеет к прибрежным южным районам края, растет и на островах. Существует мнение (Куренцова, 1968, 1973), что в далеком прошлом ареалы произрастающих в Приморье видов двухвойных сосен перекрывались, и сосняки занимали обширные территории. В этой связи определенный интерес представляет сравнительное изучение роста и развития указанных видов в одинаковых условиях.

Ритмика сезонного развития сосен была описана нами ранее (Репин, 1995). В данной статье приводятся результаты изучения некоторых элементов водного режима сосен густоцветковой и могильной (транспирация, содержание воды в хвое, коре ствола и ветвей), а также состав и количество пигментов хлоропластов хвои.

Материал и методика

Исследования проводились в дендрарии Горнотаежной станции ДВО РАН. Оба вида здесь растут в одном ряду (по 6 деревьев), сомкнувшись кронами, в посадках на вершине водораздельного хребта. Место произрастания сухое, почва дресвяная, гумусовый горизонт почти отсутствует. Живой напочвенный покров под пологом сосен практически отсутствует, растут лишь единичные экземпляры осоки и вики однопарной. Мертвый покров представлен многолетним опадом не перепревшей хвои, слаборазложившейся лишь в нижнем слое, соприкасающемся с почвой. Все деревья сосны одного возраста, год посадки — 1959. Факт одновозрастности объектов, произрастание их в одинаковых условиях (близких к естественным местообитаниям видов), а также единовременность взятия проб очень важны для сравнительного изучения.

Скорость транспирации измеряли методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950). Содержание воды в хвое и коре определяли термовесовым методом (Гавриленко и др., 1975), состав и количество пигментов хлоропластов — спектрофотометрическим методом (Шлык, 1971).

Результаты и обсуждение

Анализ пигментов хлоропластов в хвое первого года показал следующее. Динамика их накопления в течение вегетационного периода у обоих видов имеет общую тенденцию к нарастанию количества от весны к осени (рис. 1). Однако существуют некоторые различия. У сосны могильной увеличение концентрации пигментов на единицу веса хвои происходит более или менее равномерно с мая по октябрь. У сосны густоцветковой после активного весенне-раннелетнего накопления пигментов следует замедление этого процесса с середины июня по середину июля. Затем вновь следует резкая активизация пигментообразования до середины августа, после чего основное формирование пигментного комплекса заканчивается, и в отличие от сосны могильной концентрация пигментов к октябрю снижается. В численном выражении имеет место небольшое (на 0.15 мг/г) превышение содержания пигментов в хвое сосны густоцветковой в августе и сентябре. В остальные месяцы эта разница очень незначительна.

У обоих видов сосны очень близкое соотношение количества хлорофиллов a и b, почти одинаковое численное выражение суммы каротиноидов. Отношение каротиноидов к хлорофиллам у сосны могильной немного выше (табл. 1). Средняя за вегетационный период сумма пигментов хвои у сосны густоцветковой немного превышает этот показатель у сосны могильной.

Содержание воды в хвое обоих видов сосны закономерно изменяется в течение вегетационного периода. Резкое нарастание оводненности хвои наблюдается в период роста побегов и хвои (рис. 2). В августе, когда ростовые процессы закончены, отмечена некоторая стабилизация этого показателя, затем следует его спад. Основное различие между видами в данном случае заключается в том, что у сосны могильной содержание воды в хвое постепенно снижается к концу вегетации, а у сосны густоцветковой отмечено небольшое повышение в период с октября по ноябрь.

Если среднедневные (середина июля) и средние за период вегетации значения оводненности хвои сосен могильной и густоцветковой имеют небольшие различия, то скорости транспирации за соответствующие периоды у них существенно различаются (табл. 2). Следует подчеркнуть, что различия в скорости транспирации видны не только из средних значений, но и отдельные деревья сосны могильной транспирируют интенсивнее деревьев сосны густоцветковой. В роде *Pinus* оба вида относятся к группе с низкой интенсивностью транспирации (менее 100 мг/г в час в среднем за вегетационный период), которые характеризуются экономным расходованием воды. С этой точки зрения сосна густоцветковая обнаружила признаки большей засухоустойчивости.

На рис. 3 показана дневная динамика интенсивности транспирации сосен. Для примера взяты данные измерений в середине июля, месяца с самой высокой температурой воздуха и средними за период вегетации значениями его влажнос-

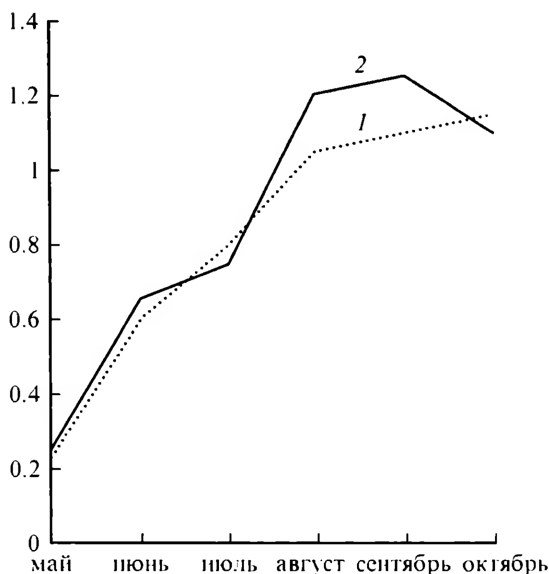


Рис. 1. Динамика накопления пигментов хлоропластов в хвое.

1 — *Pinus* × *funebris* Kom.; *2* — *P. densiflora* Siebold et Zucc. По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — содержание пигментов, мг/г сырой массы.

ТАБЛИЦА 1

Среднее содержание (мг/г сырой массы хвои 1 года) и соотношения пигментов хлоропластов за вегетационный период у *Pinus × funebris* и *P. densiflora*

Вид растения	Количество и соотношения пигментов хлоропластов					
	хлорофилл а	хлорофилл в	отношение хлорофилла а к хлорофиллу в	общее количество каротиноидов	отношение каротиноидов к хлорофиллам	общее количество пигментов
P. densiflora	0.46	0.24	1.92	0.21	0.29	0.91
P. × funebris	0.43	0.22	1.95	0.20	0.31	0.85

ти, продолжительности солнечного сияния и водного потенциала. Общая картина динамики у обоих видов одинаковая. Максимальная скорость транспирации наблюдалась в 11 ч и совпадала с максимальной водоотнимающей силой воздуха. Утренние и вечерние показатели у каждого вида довольно близки. Но в течение всего дня скорость транспирации сосны могильной выше, чем у сосны густоцветковой. В целом динамика этого показателя соответствовала изменению водного потенциала воздуха в течение светового дня.

Оводненность хвои и скорость транспирации растений — показатели весьма «плавающие». Они могут существенно изменяться даже в течение одной недели, не говоря уже о среднемноголетних значениях. На их динамику оказывает сильное



Рис. 2. Содержание воды в хвое.

1 — *Pinus × funebris* Kom.; *2* — *P. densiflora* Siebold et Zucc. По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — содержание воды, %.

ТАБЛИЦА 2

Элементы водного режима *Pinus×funebris* и *P. densiflora*

№ деревьев в ряду	*P. densiflora*						
Показатели	1	2	3	4	5	6	среднее
Среднедневная скорость транспирации, мг/г в ч	119	130	46	133	150	140	138
Средняя за вегетационный период скорость транспирации	—	—	—	—	—	—	80
Содержание воды в хвое, %	−53.9	53.0	53.5	56.2	55.0	55.6	54.6
Среднее за вегетационный период содержание воды в хвое, %	—	—	—	—	—	—	53.8

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ деревьев в ряду	*P.×funebris*						
Показатели	7	8	9	10	11	12	среднее
Среднедневная скорость транспирации, мг/г в ч	197	187	181	193	172	178	185
Средняя за вегетационный период скорость транспирации	—	—	—	—	—	—	92
Содержание воды в хвое, %	57.4	56.8	56.1	55.7	58.2	57.4	56.6
Среднее за вегетационный период содержание воды в хвое, %	—	—	—	—	—	—	54.9

влияние температура и влажность воздуха, интенсивность солнечной радиации, скорость ветра и другие факторы. Однако результаты одновременных измерений у разных видов различаются достоверно.

Оводненность коры ствола и многолетних ветвей сосен определяли в зимне-весенний период, когда в условиях Приморского края наступает критический момент в перезимовке растений.

С начала зимы содержание воды в коре у обоих видов сосны падает и своего минимума достигает с южной стороны ствола в январе, а с северной — в феврале (табл. 3). С февраля по март наблюдается резкое увеличение водосодержания, причем мартовские значения этого показателя выше декабрьских. В декабре—январе оводненность коры с противоположных сторон ствола различается незначительно. В марте, когда суточный перепад температур на южной стороне ствола достигает максимальных значений, оводненность коры с южной стороны у обоих видов выше, чем с северной. Содержание воды в коре многолетних ветвей, в отличие от ствола, имеет наибольшее значение в фев-

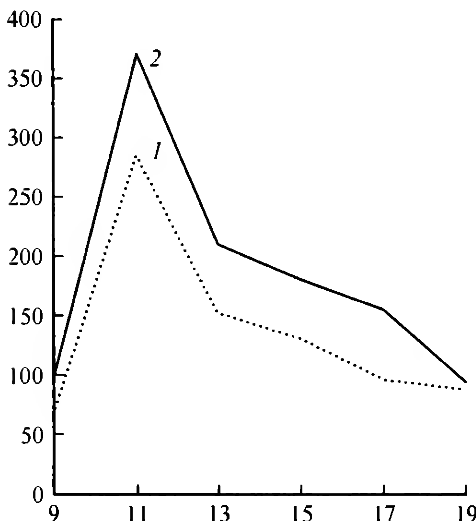


Рис. 3. Транспирация сосен в течение дня.

1 – *Pinus×funebris* Kom.; *2* — *P. densiflora* Siebold et Zucc. По оси абсцисс — время, ч; по оси ординат — интенсивность транспирации, мг/г сырой массы в ч.

ТАБЛИЦА 3

Содержание воды в коре *Pinus×funebris* и *P. densiflora*, %

	Место взятия пробы	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Среднее за период
P. ×funebris	С	64.3	62.5	53.4	64.8	61.3
	Ю	66.5	62.3	63.5	69.6	65.5
	В	65.8	62.9	58.4	68.0	63.8
P. densiflora	С	60.4	57.7	50.9	62.7	57.9
	Ю	63.5	53.0	58.1	68.8	60.9
	В	61.0	58.6	57.3	65.0	60.5

Примечание. С — северная сторона ствола, Ю — южная сторона ствола, В — многолетняя ветвь.

рале. Как видим, динамика обсуждаемого показателя в течение всего периода у обоих видов одинаковая. Однако в численном выражении оводненность коры ствола и многолетних ветвей у сосны могильной выше как в среднем, так и в каждый месяц в отдельности. Причем эта разница составляет от 0.8 % (март, южная сторона) до 9.3 % (январь, южная сторона).

Заключение

По результатам анализа некоторых параметров физиологии *Pinus densiflora* и *P. ×funebris* обнаружены как сходные, так и отличительные черты. К сходным относятся в основном динамика процесса накопления пигментов хлоропластов в растущей хвое, изменения содержания воды в хвое и скорости транспирации в течение вегетационного периода, а также оводненности коры в зимне-весенний период. Количественные же выражения названных параметров у сосен густоцветковой и могильной различаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Гавриленко В. Ф., Ладыгина Н. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М., 1975. 392 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Куренцова Г. Э. Растительность Приморского края. Владивосток, 1968. 192 с.

Куренцова Г. Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск, 1973. 229 с.

Репин Е. Н. Сезонное развитие сосен в дендрарии Горнотаежной станции // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Уссурийск, 1995. Вып. 2. С. 104—115.

Урусов В. М. Сосны и сосняки Дальнего Востока. Владивосток, 1999. 385 с.

Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 164—170.

SUMMARY

Transpiration rate, water content in needles, bark of trunk and branches were measured; composition and content of pigments in needle chloroplasts were determined for *P. ×funebris* Kom. and *P. densiflora* Siebold et Zucc. grown in the arboretum of Gornotaezhnaya Station. The analysis of the obtained data has shown, that the scheme of dynamics of the water regime elements is in general the same for the both species, but their quantitative characteristics are different. Dynamics of the plastid pigment accumulation and concentration of the pigments per unit needle weight are also different for the species under study.

© А. В. Кожаринов,[1] А. А. Сирин,[2] В. В. Клименко,[3] В. А. Климанов,[4] Е. С. Малясова,[2] А. М. Слепцов [3]

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И КЛИМАТА ЗАПАДНОДВИНСКОЙ НИЗИНЫ (ТВЕРСКАЯ ОБЛАСТЬ) ЗА ПОСЛЕДНИЕ 5 ТЫСЯЧ ЛЕТ

A. V. KOZHARINOV, A. A. SIRIN, V. V. KLIMENKO, V. A. KLIMANOV, E. S. MALJASOVA, A. M. SLEPTSOV. DYNAMICS OF VEGETATION COVER AND CLIMATE OF ZAPADNODVINSKAYA LOWLAND (TVER REGION) DURING LAST 5000 YEARS

[1] Институт проблем экологии и эволюции РАН
Москва, Ленинский пр., 33
Тел.: 938-10-87
E-mail: kozh@rcmc.ru
[2] Институт лесоведения РАН
143030 Московская обл., п/о Успенское
Тел.: 930-67-77
[3] Московский энергетический институт
111250 Москва, Красноказарменная ул., 14
Тел.: 362-71-27
E-mail: gepl@deans.mpei.ac.ru
[4] Институт географии РАН
109017 Москва, Старомонетный пер., 29
Тел.: 238-02-98
Поступила 18.06.2001

Рассматриваются вопросы сопряженного анализа динамики растительного покрова и климата за последние 5 тыс. лет. В качестве ключевого участка выбрана Западнодвинская низина. Впервые в палинологической практике использован метод детального отбора образцов с временны́м разрешением около 20—40 лет. Анализ растительного покрова проводился для двух серий: зональной (на суглинках) и азональной (на песках). Кластерный анализ позволил выделить на территории Западнодвинской низины 7 классов палеосообществ: широколиственный лес с елью и черной ольхой, ельник ольхово-широколиственный, ельник широколиственно-черноольховый, ельник березово-мелколиственный с включениями широколиственных пород, ельник серо-ольховый, сероольшаник елово-березовый и ельник ольхово-березовый. Впервые детально реконструированы климатические флуктуации, в особенности за последние 600 лет. Показано, что от максимального потепления суббореального периода к современности отмечается небольшой тренд к похолоданию. Впервые сопряженный анализ изменений растительного покрова и климата оценивался с точки зрения степени инерционности, которая на отрезке времени в 600 лет составила около 30 лет.

Ключевые слова: растительность, динамика, голоцен, палеоклимат, спорово-пыльцевые спектры, антропохоры, инерционность.

Для прогноза естественных изменений растительного покрова и выявления в них климатической составляющей необходима информация, которая характеризует не только их современное состояние, но и прошлое. Традиционный источник данных о состоянии растительного покрова и климата прошлого — палеоботанические исследования. Однако большинство спорово-пыльцевых диаграмм в России базируются на пробах, взятых с небольшой частотой и имеют редкую шкалу радиоуглеродных датировок, что ограничивает детальность анализа изменений растительного покрова и климата.

Частым недостатком проводимых реконструкций растительного покрова является приложение спорово-пыльцевой диаграммы к рассматриваемому региону в целом. Различия, связанные с наличием плакорных (зональных) и внеплакорных (азональных) условий, с местообитаниями на суглинистых (например, моренных) и песчано-супесчаных (зандровых) грунтах, не учитываются. В результате реконструируется абстрактно-собирательный образ растительного покрова, в котором наряду с зональными типами растительности присутствуют и азональные, связанные с пойменными, болотными и песчаными участками территории. «Смешение» разных типов растительности приводит к искажению реконструкций климата и интерпретации результатов.

Цель работы — реконструкция динамики растительного покрова и климата Западнодвинской низины за последние 5 тыс. лет с учетом основных особенностей ее ландшафтной структуры. Задачи работы включали максимально возможную по временно́му разрешению реконструкцию основных характеристик климата и типов растительности по основным типам местообитаний, рассмотрение временно́й динамики «зональных» и «азональных» типов растительности, выявление периода активной хозяйственной деятельности человека, анализ рода климатического фактора в изменении растительного покрова в прошлом и, наконец, попытка прогноза его развития при предполагаемых климатических изменениях в будущем.

Современный растительный покров изучаемой территории

Территория Западнодвинской низины относится к хвойно-широколиственной полосе лесов Русской равнины. Основная эдификаторная роль принадлежит ели, и в настоящее время эта территория чаще рассматривается как южная полоса в области темнохвойных лесов, или как подтаежные леса (Растительность..., 1980). Основные зональные типы растительности, приуроченные к хорошо дренированным участкам местности, — сложные ельники на суглинках и сосняки на песках. Характер распределения почв и растительности определяют наличие моренных, зандровых и озерно-ледниковых равнин с отдельными участками конечно-моренного рельефа и высокая заболоченность (Вомперский и др., 1988).

Для конечно-моренных возвышенностей северной части Западнодвинской низины характерен пестрый почвенно-растительный покров. Коренные сложные ельники на моренных отложениях и дерново-подзолистых почвах практически не сохранились. Большинство склонов распахивается или используется под выпас. Остальные площади заняты вторичными сероольшаниками и березняками. Камовые образования покрыты сосновыми лесами. Понижения, в том числе с отдельными послеледниковыми озерами, заболочены. На участках сильно увлажненных понижений и террасовидных уступах склонов с проточным режимом встречаются сохранившиеся в естественном состоянии черноольховые болота с травяным покровом из осок, папоротников, тростника и т. д.

На расположенных южнее увалистых абрадированных и холмистых моренных равнинах коренные ельники сохранились фрагментарно, главным образом, в труднодоступных местах у границ болотных массивов. К повышенным хорошо дренированным участкам моренных равнин с дерново-подзолистыми почвами приурочены еловые сложные неморально-травяные и кисличные леса с развитым подлеском из лещины и с примесью других широколиственных пород. Формирование ельников-кисличников часто связано с влиянием антропогенного фактора, который привел к сильному обеднению флористического состава сложных еловых лесов, уничтожению широколиственных элементов и развитию более простого по структуре напочвенного покрова. Ниже по склонам и плоским участкам они сменяются ельниками черничными и зеленомошными. Понижения и западины заняты: дренированные — приручейными типами ельников на аллювиальных дерновых и перегнойно-глеевых почвах, плохо дренированные — еловыми лесами долгомошных, долгомошно-сфагновых и сфагновых типов на различной степени оглеенных и оторфованных почвах. Ельники частично выходят и на примыкающие к моренам участки водно- и озерно-ледниковых равнин.

На вторичные мелколиственные леса приходится основная доля покрытой лесом площади моренных равнин. Плоские и полого-увалистые участки абрадированных морен с дерново- и преимущественно среднеподзолистыми почвами (по механическому составу — супесчаными и легкосуглинистыми) являются наиболее благоприятными для сельскохозяйственного производства и более чем наполовину заняты под пашню или выпасы. Их зарастание в последние десятилетия привело к формированию и распространению сероольшаников.

Обширные водно- и озерно-ледниковые равнины заняты преимущественно сосновыми лесами с характерным для подтаежных лесов обликом. На наиболее сухих участках (выровненные повышения, вершины песчаных холмов и гряд) долинных и ложбинных зандров и озерно-ледниковых равнин с песчаными подзолистыми почвами представлены сосняки бруснично-лишайниковые и вересковые. Формирование последних связывается с влиянием пожаров (Растительность..., 1980). Более увлажненные, но дренированные склоны холмов и гряд, а также выровненные пространства заняты сосняками зеленомошной группы на средне- и сильноподзолистых почвах. Часто, особенно на более увлажненных участках, в них хорошо выражен 2-й подъярус (нередко сомкнутый) из ели с участием березы, осины, широколиственных пород. Отдельные экземпляры ели могут выходить в 1-й ярус. Представленные здесь сосняки бруснично-, чернично- и орляково-зеленомошные чередуются в соответствии с рельефом и сменой почвенного покрова. Плохо дренированные пониженные участки водно- и озерно-ледниковых равнин заняты сосняками кустарничково-сфагновых групп типов леса на торфяно-подзолисто-глеевых и торфяно-болотных почвах.

Заболоченность территории достигает 30 % и более. Характерны верховые болотные массивы преимущественно центрально-олиготрофного типа развития. В большинстве случаев они имеют озерное происхождение и расположены в межгрядовых понижениях моренных равнин. Встречаются массивы, образовавшиеся в понижениях зандровых террас, как, например, рассматриваемый в данной работе. Центральные части массивов заняты грядово-озерковыми и мочажинными комплексами или сосновым кустарничково-сфагновым болотным редколесьем, сменяющиеся на дренированных склонах кустарничково-сфагновыми сосняками.

Незаболоченные участки речных долин активно используются под выпас и сенокосы, что привело к формированию антропогенных ценозов и высокой закочкаренности. В последние десятилетия наблюдается снижение интенсивности использования пойм и их частичное зарастание древесной и кустарниковой растительностью. Песчаные прирусловые валы и участки террас часто заняты небольшими дубовыми рощами с рябиной в подлеске и широкотравной напочвенной растительностью, сильно подверженной антропогенному воздействию при выпасе.

Объекты и методика

Исследования проводились в центральной части выпуклого верхового болотного массива Усвятский Мох (рис. 1), являющегося объектом многолетних комплексных исследований Западнодвинского лесо-болотного стационара Института лесоведения РАН (Институт..., 2000) и расположенного в 0.5 км к западу от д. Сосвятское Западнодвинского р-на Тверской обл. (56° с. ш., 32° в. д.). Массив современной площадью 1.7 км² сформировался в понижении зандровой террасы, сложенной песчаными разнозернистыми отложениями, и достиг стадии начала образования гряд и мочажин. В начале 1970-х годов он был осушен для лесного хозяйства, что, однако, не сказалось на структуре изучаемого торфяного разреза, расположенного в центре межканавной полосы шириной более 100 м. Стратиграфия торфяной залежи, возраст отложений и спорово-пыльцевые спектры (с вертикальным шагом 25 см) в центре рассматриваемого массива уже исследовались (Гунова, Сирин, 1996), что позволило еще при планировании работ определить глубину отбора проб, необходимую для охвата интересующего временно́го интервала.

В центре болотного массива торфяная залежь имеет мощность около 5 м и подстилается оглеенными песками. Донные торфа датируются верхним дриасом-пребореалом (9500 ± 1400 л. н., МГУ—1108). До глубины ~3.7 м залежь сложена низинными сфагновыми и осоково-сфагновыми торфами, сменяющимися выше по профилю переходными. Начиная с глубины 3 м болото переходит в верховую стадию развития: до глубины ~2.2 м представлены сосново-пушицевые и сосново-сфагновые хорошо разложившиеся (40—53 %) торфа, до глубины ~1.2 м пушицево-сфагновые

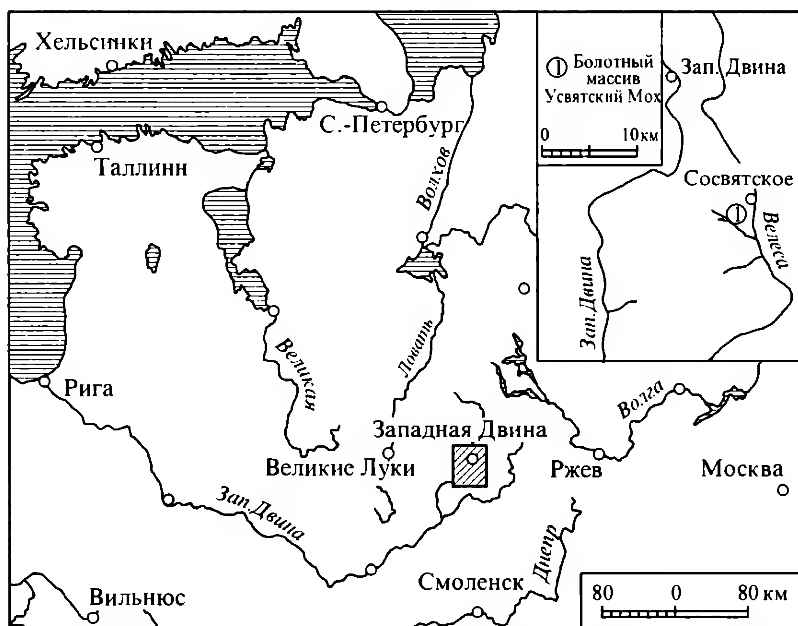


Рис. 1. Географическое положение объекта исследований (государственные границы России и соседних стран не показаны).

торфа разной степени разложения, выше — плохо разложившиеся сфагновые (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*) торфа со степенью разложения менее 20% (Вомперский и др., 1988).

Отбор проб проводился в январе 1999 г. в условиях необычно слабой водонасыщенности торфяной залежи, обусловленной гидрометеорологической обстановкой осени—зимы предыдущего года (чрезвычайно низкая температура и отсутствие осадков), дополнившей влияние осушительных канав. Благодаря этим обстоятельствам удалось вскрыть отложения шурфом глубиной 80 см. Далее, до глубины 2 м отбор проб проводился буром ТБО с диаметром пробоотборника около 7 см. Пробы на спорово-пыльцевой анализ (всего 128 образцов) отбирались с шагом 1 см до глубины 80 см, с шагом 2.5 см — до 2 м. Образцы на радиоуглеродный анализ отбирались с вертикальным шагом в 10 см: до глубины 80 см — нижние 2 см каждых 10-сантиметровых интервалов (8—10 см, 18—20 см, 28—30 см и т. д.), ниже — интегральные пробы по 10-сантиметровым интервалам. Дополнительно были взяты образцы древесины двух вскрытых на дне шурфа стволов погребенных сосен. Всего датирован 21 образец.

Спорово-пыльцевые анализы выполнены Е. С. Малясовой, радиоуглеродное датирование образцов торфа и древесины выполнено в Геологическом ин-те РАН (руководитель лаборатории Л. Д. Сулержицкий). При рассмотрении стратиграфии разреза использовались ранее опубликованные данные ботанического состава и степени разложения торфа (Вомперский и др., 1988; Гунова, Сирин, 1996), обработанные О. Н. Успенской.

Для палеоклиматических реконструкций использовался информационно-статистический метод (Климанов, 1976). Метод позволяет с определенной точностью рассчитывать изменение среднегодовых, июльских и январских температур, а также среднегодовой суммы осадков и достаточно широко применяется в различных моделях палеогеографических реконструкций. В работе использовались кривые изменения среднегодовых температур и годовых сумм осадков. Экстремумы палеотемпературных кривых имеют хорошую временну́ю привязку благодаря радиоуглеродному датированию, дополненному данными дендроклиматологии, изучения озерного осад-

конакопления, гляциологической и другой информацией. В последнее тысячелетие подключается исторический летописный материал, а в последние столетия — результаты инструментальных метеонаблюдений. Это позволяет использовать палеотемпературные кривые для климатостратиграфического возрастного расчленения профилей (Климанов, Сирин, 1997).

Динамика растительного покрова Западнодвинской низины рассматривается как процесс формирования сообществ во времени. Выделение сообществ, исходя из спектров, может привести к ошибкам, связанным с различной продуктивностью видов и несоответствием реального состава сообществ процентному содержанию пыльцы таксонов в спектрах. Известны лишь некоторые региональные исследования (Кабайлене, 1969), которые тем не менее не позволяют учесть различия в продуктивности растений. Чтобы снизить искажения в типах структур палеосообществ сначала процент пыльцы нормировался относительно общего соотношения пыльцы деревьев, трав и спор, а затем использовалась процедура логарифмирования, обеспечивающая частичную линеаризацию количественных данных.

Классификация палеосообществ проводилась на основе итерационной процедуры кластерного анализа для двух серий — зональной (произрастающие на суглинках виды родов *Picea*, *Alnus*, *Betula*, *Sorbus*, *Carpinus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Fagus*) и азональной (произрастающие на песках виды родов *Pinus*, *Betula*, *Sorbus*, *Vaccinium*). Результаты анализа серий, привязанных к болотным и пойменным местообитаниям, в работе не рассматриваются. Для анализа были отобраны наиболее представительные таксоны. В качестве меры сопряженности использовалась евклидовая дистанция. Корректность проведения кластерного анализа оценивалась с помощью процедуры дискриминантного анализа.

Влияние хозяйственной деятельности человека определялось по суммарному вкладу индикаторных родов и семейств — *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Artemisia*, *Aster*, *Centaurea*, *Fagopyrum*, *Plantago*. В условиях средней полосы европейской части России присутствие полыней обычно связано с хозяйственной деятельностью, это же касается и подорожника, вероятно, *Plantago major*. Маревые (*Chenopodiaceae*) представлены здесь культурными свеклой (*Beta vulgaris*), шпинатом (*Spinacia oleracea*) и сорными лебедой (*Atriplex hortensis*) и марями (*Chenopodium*). Однозначно связано с хозяйственной деятельностью наличие гречихи (*Fagopyrum tataricum*) и, вероятнее всего, присутствие бобовых (*Fabaceae*), крупок (*Draba*), астр (*Aster*) и васильков (*Centaurea*).

Результаты и обсуждение

Полученные спорово-пыльцевые спектры и радиоуглеродные датировки приведены на рис. 2. Для верхних слоев торфа наблюдаются инверсия и смещение дат, что может объясняться как сложностями анализа относительно молодых образцов, так и варьирующим влиянием проникновения современных корней растений. Расхождение датировок верхних слоев торфа накладывается на колебания вертикального прироста торфа, в значительной степени связанные (особенно на верховой стадии развития болота) с изменением климатических условий. Это отмечалось для болот России в целом (Климанов, Сирин, 1997) и для данного болотного массива в частности (Сирин, 1999).

Вышесказанное серьезно усложняет привязку слоев ко времени, необходимую для анализа динамики растительного покрова и климата. Однако, допуская некоторую условность временно́й шкалы, возможна аппроксимация ^{14}C-датировок через относительную глубину (Кожаринов, 1994) с помощью полиномиальной функции, обеспечивающей переход от дискретной шкалы времени к непрерывной. Была получена следующая формула связи глубины залегания образца (N) с радиоуглеродными датировками (C):

$$N = -1 \cdot e - 18 \cdot C^6 + 2 \cdot e - 14 \cdot C^5 - 9 \cdot e - 11 \cdot C^4 +$$
$$+ 3 \cdot e - 07 \cdot C^3 - 0.0004 \cdot C^2 + 0.256 \cdot C - 0.7639.$$

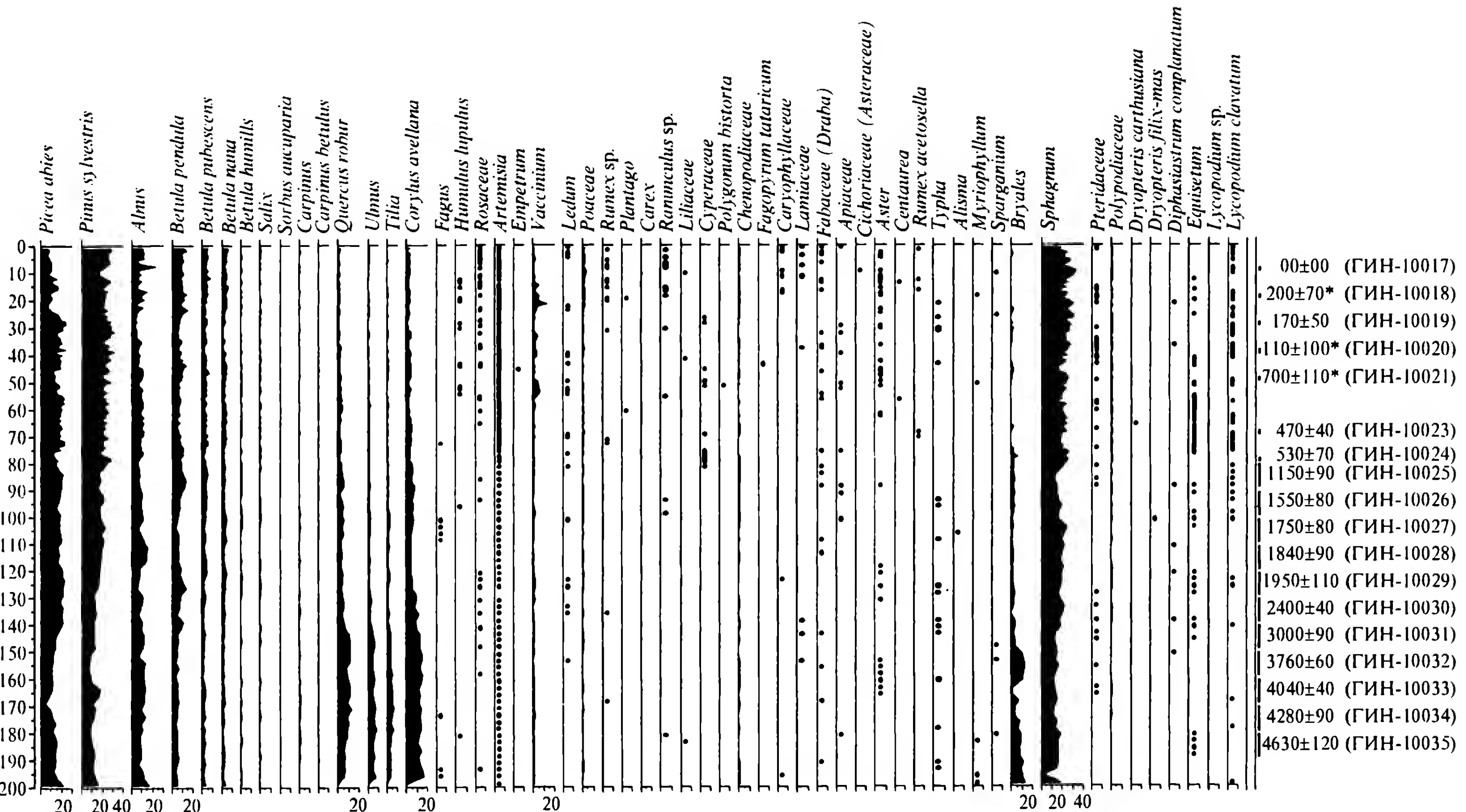


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма разреза торфяника Усвятский Мох.

«*» — отмечены датировки, имеющие неудовлетворительную точность: датировки двух погребенных стволов сосны на глубине 80 см — 930 ± 80 (ГИН—10036) и 600 ± 40 (ГИН—10037); 00 ± 00 — современный возраст; указан некалиброванный радиоуглеродный возраст от 1950 г.

Слои торфа на глубине 80 см имеют календарный возраст, оцениваемый примерно в 600 лет. Следовательно, каждый из отобранных до этой глубины через 1 см образцов характеризует временной интервал продолжительностью около 8 лет. Высокая степень временно́го разрешения позволила зафиксировать не только вековые, но и декадные изменения климата, что впервые достигнуто в отечественной практике анализа палинологических данных. Всего на протяжении последних шести столетий было реконструировано 35 экстремумов потеплений и похолоданий с продолжительностью в среднем 20 лет.

Глубже 80 см, где скорость торфонакопления была ниже, а отбор проб проводился через 2.5 см, палеоклиматические данные оказались менее подробными. Для их детализации были использованы неопубликованные данные других болотных разрезов Западнодвинского стационара (Сирин, 1999), а также палеоклиматические реконструкции с сопредельных территорий (Arslanov et al., 1999).

Реконструированная картина изменений климата рассматривается на основе схемы периодов голоцена Блитта-Сернандера, модифицированной Н. А. Хотинским (1977). Полученные значения климатических параметров приводятся в отклонениях от их современных величин, определяемых здесь как нормы за период 1951—1980 гг.: средние температуры июля около 16.5 °С, января — около — 8 °С, года — около 4.5 °С, годовая сумма осадков — около 700 мм.

Полученные результаты реконструкции палеоклимата (среднегодовые температуры воздуха и годовое количество осадков), палеосообществ (серия на «песках» и «суглинках»), а также изменение участия антропохоров в процентах от выявленного максимума показаны на рис. 3.

Климат

Для слоя, расположенного немного ниже датировки 4630 ± 120 л. н., зафиксировано похолодание начала суббореального периода (SB), имевшее место и в других регионах Северной Евразии около 4600 л. н. В это, по-видимому, максимальное похолодание позднего голоцена: средние температуры года и июля были ниже современных на 1.5—2 °С, января — на 2—3 °С, осадков выпадало меньше на 25—50 мм. От начала SB до датировки 4040 ± 40 л. н. было реконструировано 4 потепления, самое сильное из которых зафиксировано около 4000 л. н.: средние температуры июля были выше современных примерно на 1 °С, января — на 1.5 °С, года — на 1—1.5 °С, осадков выпадало меньше на 40—50 мм. В похолодания (3850 и 3650 л. н.), разделяющие эти потепления, температуры не опускались ниже современных.

Максимальное потепление суббореального периода, относящееся к слою, расположенному выше датировки 3760 ± 60 л. н., вероятно имело место около 3500 л. н., как и в других регионах России. В максимальное потепление SB все температурные показатели были выше современных примерно на 1.5 °С, осадков же выпадало меньше примерно на 25 мм. До конца SB было зафиксировано еще три потепления (около 3300, 2900 и 2600 л. н.), из которых каждое последующее было менее значительным. Напротив, каждое из похолоданий (около 3400, 3200 и 2700 л. н.) было сильнее предыдущего, и в конце SB температуры временами опускались ниже современной климатической нормы. В конце SB началось похолодание, максимум кото́рого приходится на субатлантическую эпоху (SA).

В максимальное похолодание начала SA, датируемое 2400 ± 40 л. н., все температурные показатели были ниже современных примерно на 1 °С, осадков было меньше примерно на 25 мм. Это похолодание фиксируется не только по всей территории России, но и в Канаде, Скандинавии, Калифорнии, на Аляске и в других регионах земного шара (Andrews et al., 1981; Röthlisberger, 1986). Затем имело место потепление (около 2250 л. н.) и похолодание (около 2100 л. н.). В последующий теплый период, максимум которого приходится примерно на 2000 л. н., все температурные

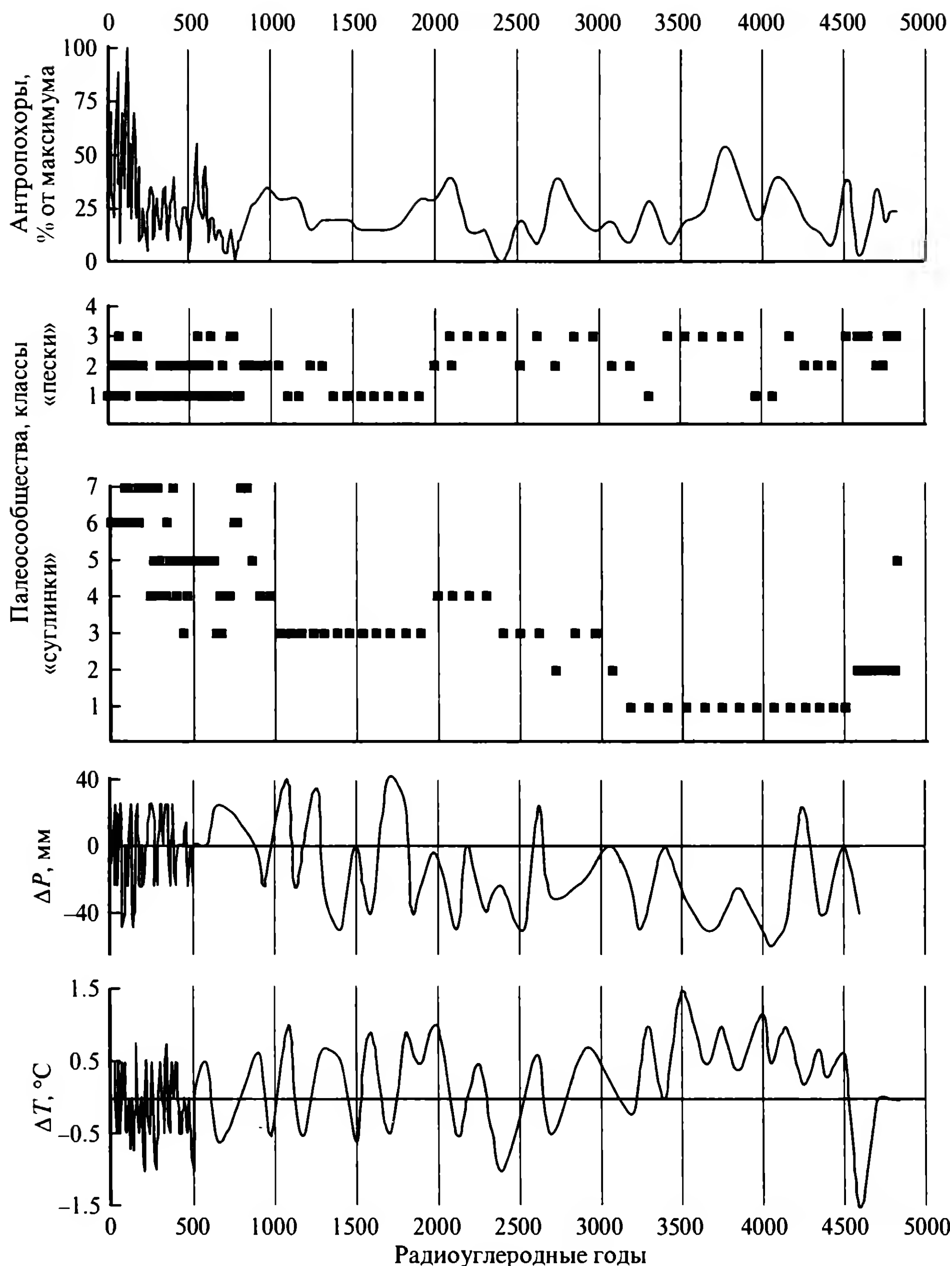


Рис. 3. Временны́е изменения реконструированных отклонений среднегодовых температур воздуха (ΔT) и годовых сумм осадков (ΔP) от современных, палеосообществ на «суглинках» и «песках» по выделенным классам и количества пыльцы предполагаемых культурных растений (в % от максимального выявленного значения).

показатели были выше современных примерно на 1 °C, а количество осадков было близко к современным.

До похолодания в середине SA, датируемого около 1500 л. н., реконструировано еще два потепления (1800 и 1600 л. н.), имевшие примерно такие же климатические характеристики, как и предыдущее. В разделяющее эти потепления похолодание (около 1700 л. н.) температуры были ниже современных примерно на 0.5 °C, осадков

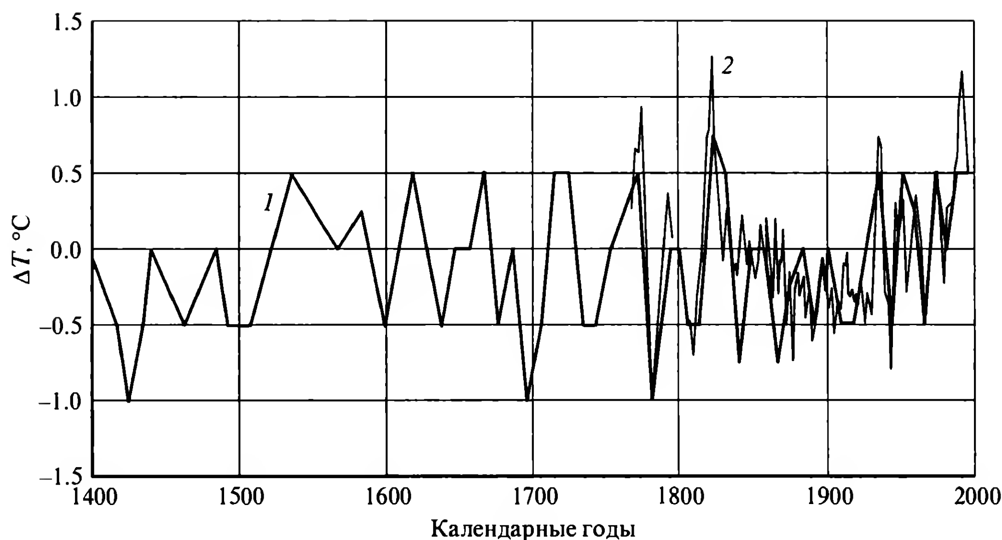


Рис. 4. Реконструкция среднегодовой температуры по разрезу болота Усвятский Мох (*1*) и инструментальные наблюдения (7-летние скользящие средние) на длиннорядных станциях — Москва, С.-Петербург, Рига, Вильнюс (*2*), в отклонениях от средней за 1891—1980 гг.

выпадало больше на 25—50 мм. В похолодание в середине SA около 1500 л. н. средние температуры июля и года были ниже современных примерно на 0.5—1 °С, января — на 1—1.5 °С, а количество осадков примерно таким же. Далее около 1300 л. н. произошло потепление, а затем (около 1200 л. н.) — похолодание.

В средневековый климатический оптимум (около 1100 л. н.) все температурные характеристики были выше современных примерно на 1 °С, осадков выпадало больше на 25—50 мм. В похолодание, разделяющее две фазы средневекового оптимума и имевшее место около 1000 л. н., температуры были ниже современных примерно на 0.5 °С, а количество осадков — примерно на 25 мм. Затем, до датировки 530 ± 70 л. н., было еще 2 потепления, которые можно отнести к возрасту 900 и 600 л. н. Разделяющее эти потепления похолодание могло иметь место около 650 л. н. Немного выше датировки 530 ± 70 л. н., около 500 л. н., зафиксировано сильное похолодание, в которое температуры были ниже современных примерно на 1 °С, осадков выпадало меньше примерно на 25 мм. Датировкой 470 ± 40 л. н. отмечено кратковременное потепление, в максимум которого средние температуры июля были выше современных примерно на 0.5 °С, января — на 1 °С, года — на 0.5 °С, осадки превышали современные на величину около 25 мм.

Высокая частота отбора палинологических проб и значительная скорость торфонакопления после датировки 530 ± 70 л. н. позволила реконструировать климатические характеристики с высокой частотой, а их значения по верхней части разреза сравнить с длинными рядами инструментальных метеонаблюдений на станциях, расположенных в пределах той же климатической зоны, что и изучаемый район. Уникальность района заключается в относительной близости четырех станций (Рига, Санкт-Петербург, Москва, Вильнюс) с продолжительностью наблюдений более 200 лет.

Сравнение реконструированных палеоклиматических данных со сглаженным рядом (скользящие 7-летние средние) инструментальных наблюдений, осредненных по 4 указанным метеостанциям показывает их хорошее согласование как по датировкам, так и по характеру климатических изменений. Калибровка палеоданных по результатам инструментальных наблюдений позволила построить подробные палеоклиматические кривые за последние 600 календарных лет (рис. 4).

Растительность

На протяжении последних 5000 лет на территории Западнодвинской низины и прилегающих территориях произрастали сообщества, формирование которых могло быть связано как с изменением климата, так и с автогенетическими сукцессиями. Последние отчетливо заметны при смене доминантов в близких по таксономическому составу сообществах. Достаточная дискретность выделенных палеосообществ относительно друг друга в факторном пространстве свидетельствует о корректности проведенного кластерного анализа (рис. 5). Их общая и средняя продолжительность существования представлена в таблице.

Максимальная продолжительность существования палеосообществ характерна для сообщества класса 1 (широколиственный лес с елью и черной ольхой) с максимальным участием широколиственных пород родов *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus*, *Carpinus* и *Fagus* (рис. 6, *a*). Для него характерна высокая доля участия *Alnus*, вероятно связанная с присутствием неморального вида *Alnus glutinosa*. Только в этом сообществе наблюдается присутствие *Sorbus*. Подобное распределение процентного соотношения перечисленных выше пород характерно для широколиственных сообществ с содоминирующей ролью *Picea*.

В близком по составу сообществе класса 2 (ельник ольхово-широколиственный) наблюдается увеличение роли *Picea* на фоне незначительного снижения доли широколиственных пород. Еще меньшее участие широколиственных пород характерно для класса 3 (ельник широколиственно-черноольховый), в котором роль *Picea* достигает максимума. Современным аналогом сообществ классов 2 и 3 являются сложные ельники.

Высокий процент участия *Picea* характерен для сообщества класса 4 (ельник березово-мелколиственный с включениями широколиственных пород), в которых наблюдается заметное снижение роли *Alnus* и увеличение *Betula*. Для сообществ класса 5 (ельник сероольховый) характерно уменьшение роли *Picea* и широколиственных пород, за исключением *Alnus*, участие которого увеличивается, видимо, за счет участия *Alnus incana*.

Минимальное участие *Picea* наблюдается в сообществе класса 6 (сероольшаник елово-березовый), который из-за высокого участия *Betula* и *Alnus* может быть отнесен

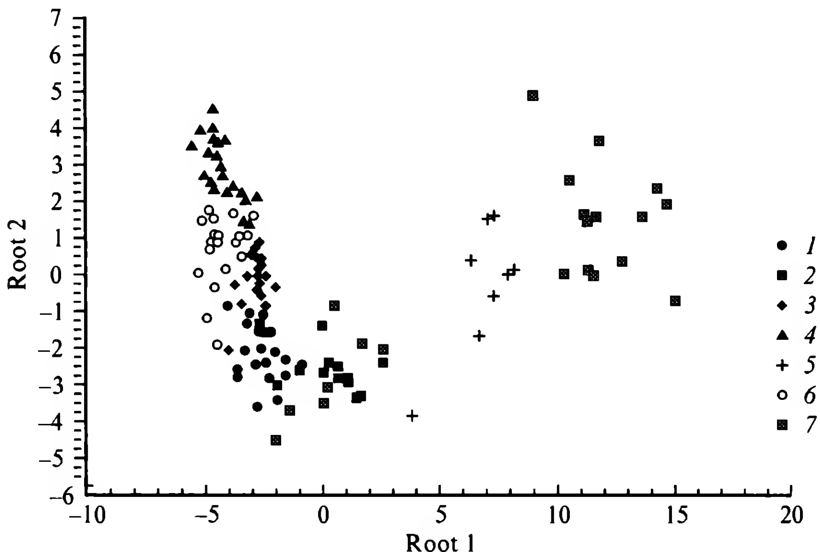


Рис. 5. Распределение классов палеосообществ относительно двух основиых факторов. Обозначения см. в таблице.

Временны́е характеристики выделенных классов «зональных» палеосообществ

Класс палеосообществ	Частота, %	Продолжительность существования палеосообществ, лет	
		общая	средняя
Широколиственный лес с елью и черной ольхой	29.81	1440	1440
Ельник ольхово-широколиственный	10.9	526	147
Ельник широколиственно-черноольховый	31.5	1521	229
Ельник березово-мелколиственный с включениями широколиственных пород	14.2	686	54
Ельник сероольховый	5.9	285	22
Сероольшаник елово-березовый	4.03	195	43
Ельник ольхово-березовый	3.7	179	34

к категории мелколиственных. Для сообщества класса 7 (ельник ольхово-березовый) характерно заметное уменьшение процентного участия всех древесных пород, что может объясняться общим похолоданием и, как следствие, увеличением роли травяных сообществ (рис. 2).

На песках и супесях на территории Западнодвинской низины были распространены сосновые и березовые леса (рис. 6, *б*). Выделяется 3 класса палеосообществ: 1 — сосняк черничный, 2 — сосняк березово-черничный и 3 — березняк сосново-кустарничково-травяной.

Роль хозяйственной деятельности человека отчетливо проявилась лишь в последние 600 лет (рис. 3), в течение которых наблюдалось 2 основных «всплеска» таксонов-антропохоров: первый индицирован по *Plantago*, второй — *Fabaceae*. Вероятно, 1-й этап связан с развитием скотоводства, 2-й — с развитием земледелия.

Совмещенный анализ данных реконструкций климата и растительных сообществ свидетельствует о доминирующей роли первого в естественной динамике растительного покрова.

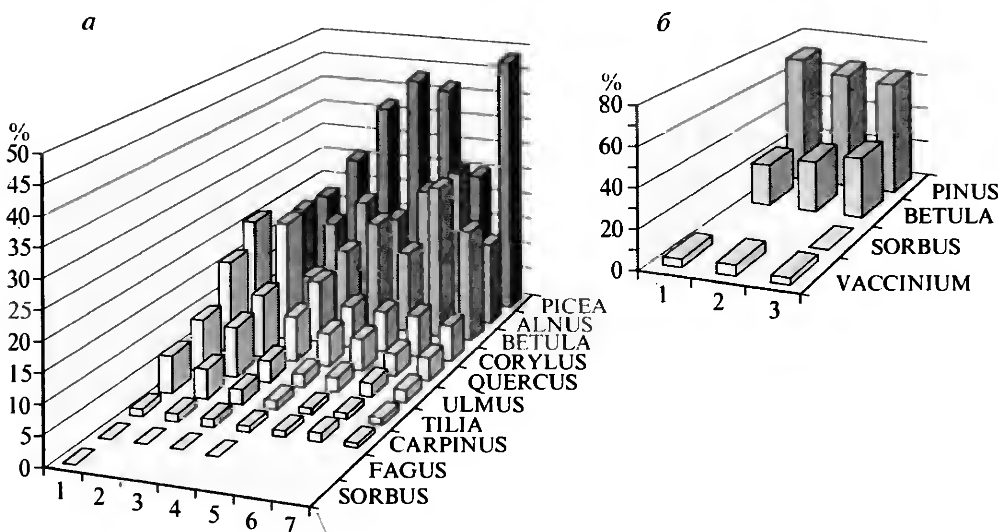


Рис. 6. Состав выделенных классов лесных палеосообществ.

а — на «суглинистых» и *б* — на «песчаных» местообитаниях (все древесные виды, определенные по спорово-пыльцевым данным, приняты за 100 %).

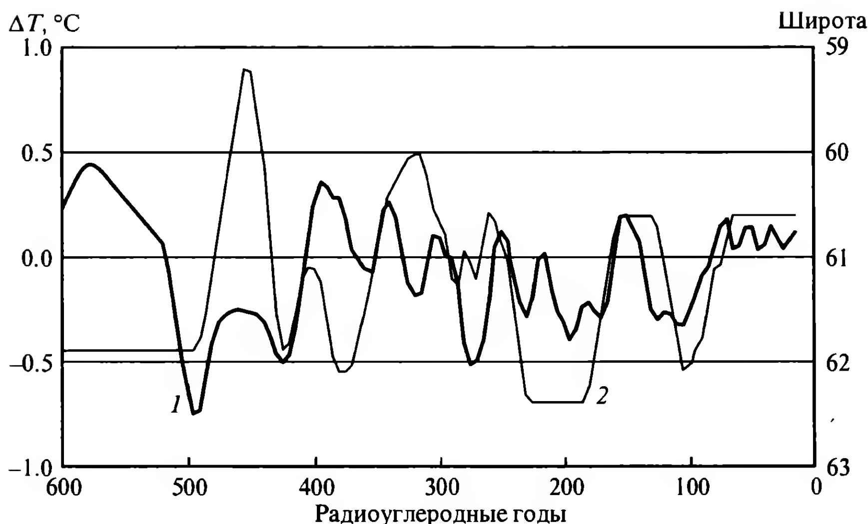


Рис. 7. Изменение палеоклимата (отклонение среднегодовых температур ΔT от современных) (*1*) и реконструированной растительности (средняя географическая широта современного распространения выделенного растительного сообщества) (*2*) за последние 600 лет.

Одна из современных проблем палеогеографии связана с анализом инерционности изменений растительности относительно климатических изменений. Попытка оценки инерционности была предпринята в работе путем сопряженного анализа флуктуаций климата и растительности. Для получения количественных показателей флуктуаций растительности, ее временны́е изменения рассматривались как аналог пространственных (широтных) изменений. Каждому классу выделенных палеосообществ находилось соответствие современных групп ассоциаций на карте растительности ЕТС масштаба 1 : 2 500 000 (Карта..., 1979) и рассчитывалась средняя географическая широта (максимальная концентрация рассматриваемой группы ассоциаций — оптимум распространения).

Изменения климата (отклонение среднегодовых температур от современных) и растительности (средняя географическая широта распространения выделенного сообщества) показано на рис. 7. Сопряженный анализ флуктуаций климата и растительности позволил рассчитать максимум синхронности двух рядов при различных временны́х сдвигах относительно друг друга. Как показал анализ, на отрезке последних 600 лет изменения растительных палеосообществ запаздывали относительно климата в среднем на 20—35 лет.

Выводы

1. Анализ растительного покрова по материалам спорово-пыльцевых образцов следует проводить отдельно для двух серий — зональной и азональной.

2. На территории Западнодвинской низины в последние 5000 лет на суглинках были распространены широколиственные леса с елью и черной ольхой, ельники ольхово-широколиственные, ельники широколиственно-черноольховые, ельники березово-мелколиственные с включениями широколиственных пород, ельники сероольховые, сероольшаники елово-березовые и ельники ольхово-березовые. На песках произрастали сосняки черничные, березово-черничные и березняки сосново-кустарниково-травяные.

3. Реконструированные климатические характеристики во времени позволили выявить небольшой тренд к похолоданию.

4. Сопряженный анализ изменений растительного покрова и климата с точки зрения степени инерционности показал, что на отрезке времени в 600 лет «запаздывание» растительности составляет около 30 лет.

Полученные данные могут быть использованы для прогноза естественных изменений климата и растительности в западной части Центрального района России и прилегающих областях.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке фонда Института «Открытое общество» (грант RSS № 890/1997). В. В. Клименко выражает также признательность фонду Александра фон Гумбольдта (Германия) за содействие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вомперский С. Э., Сирин А. А., Глухов А. И. Формирование и режим стока при гидролесомелиорации. М., 1988. 168 с.

Гунова В. С., Сирин А. А. Палеогеографические условия развития верховых болот Западнодвинской низины в голоцене // Палинология в России: Статьи российских палинологов к IX Междунар. Палинолог. Конгрессу. Хьюстон, Техас, 1996. М., Т. 2. С. 27—36.

Институт лесоведения Российской Академии Наук. М., 2000. 88 с.

Кабайлене М. В. Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности. Вильнюс, 1969. 148 с.

Карта растительности Европейской части СССР. М. 1:2500000. М., 1979. 6 л.

Климанов В. А. К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вест. МГУ. Сер. геогр. 1976. № 2. С. 92—98.

Климанов В. А., Сирин А. А. Динамика торфонакопления болотами Северной Евразии за последние 3000 лет // ДАН. 1997. Т. 354. № 5. С. 683—686.

Кожаринов А. В. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 48 с.

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 428 с.

Сирин А. А. Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье-голоцене: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 44 с.

Хотинский Н. И. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 199 с.

Andrews J. T., Davis P. T., Mode W. N. et al. Relative departures of July temperatures in northern Canada over the last 6000 years // Nature. 1981. Vol. 289. N 5794. P. 164—167.

Arslanov Kh. A., Saveljeva L. A., Gey N. A. et al. Chronology of vegetation and paleoclimatic changes of northwestern Russua during the Late Glacial and Holocene // Radiocarbon. 1999. Vol. 41. N 1. P. 25—45.

Röthlisberger F. 10000 Jahre Gletschergeschichte der Erde. Aarau, 1986. 238 p.

SUMMARY

The paper discusses the issues of the conjoint analysis of the flora and climate dynamics over the last five thousand years. We use Zapadnodvinskaya Lowland as the base region of the study.

For the first time in the palaeological research, we use the method of sampling of specimens with the time series increment of 20 to 40 years. The flora analysis was conducted for two time series — zonal (on loam) and azonal (on sand). Cluster analysis allowed us to identify seven separate classes of the palaeoeremium in the Zapadnodvinskaya Lowland.

For the first time the climate fluctuations over the last 600 years were accurately reconstructed. We show that from the time of the peak of the warming up during the Subboreal period to the present times there has been existing a modest cooling trend. This is the first study that conducts the conjoint analysis of the flora and climate changes considering the degree of inertia, which was found out be approximately 30 years over the period of 600 years.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.999

© Е. В. Мордак

РОД *BELLEVALIA* (*HYACINTHACEAE*) ВО ФЛОРЕ КРЫМА, КАВКАЗА И СРЕДНЕЙ АЗИИ

E. V. MORDAK. THE GENUS *BELLEVALIA* (*HYACINTHACEAE*) IN THE CRIMEA, THE CAUCASUS AND THE MIDDLE ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197367 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 03.07.2002

Критически пересмотрены видовой состав и система рода *Bellevalia* на территории бывшего СССР. Конспект содержит 10 видов, относящихся к 4 секциям. 7 видов встречается на Кавказе, по 2 вида в Крыму и в Средней Азии. Проведена типификация секций, видов и их синонимов.
Ключевые слова: *Bellevalia*, конспект, систематика, география, Крым, Кавказ, Средняя Азия.

А. С. Лозина-Лозинская (1935) в обработке рода *Bellevalia* во «Флоре СССР» отметила, что виды трактуются ею согласно работе Ю. Н. Воронова (1927), также ею использованы рисунки А. Вороновой. Лозина-Лозинская привела 17 видов, 15 из которых она отнесла к секц. *Eubellevalia* Boiss., а 2 вида — к описанной ею (на русском языке) секц. *Oxyodon*. N. Feinbrun (1940) в монографии всего рода *Bellevalia* существенно изменила систему рода и трактовку некоторых видов флоры СССР. Однако Feinbrun исключила из рода *Bellevalia* виды секц. *Oxyodon* и отнесла их к роду *Muscari*, с чем нельзя согласиться. Кроме того, некоторые виды, помещенные ею в разные секции, в современном понимании являются синонимами. Так, *B. lutea*, с конической кистью, попала в секц. *Nutans*, куда относятся виды с цилиндрической кистью, такие как *B. lipskyi*, *B. fominii* и *B. macrobotrys*, а вид *B. sarmatica*, с белыми бутонами, был отнесен к подсекц. *Orientales*, куда входят виды с фиолетовыми и лиловыми бутонами. Feinbrun привела в упомянутой работе 14 видов, представленных во флоре СССР, относящихся к 3 секциям.

Следующий этап в изучении этого чрезвычайно сложного в таксономическом плане рода представляют работы P. Wendelbo. Еще будучи студентом Университета г. Осло, он сосредоточил свое внимание на регионе Юго-Западной Азии и на семействе лилейных в широком смысле. Накопленный им большой опыт полевых наблюдений и обработка обширного гербарного материала как своего, так и из европейских хранилищ позволил Wendelbo в соавторстве с цитологами опубликовать целый ряд монографических работ по близким к *Bellevalia* родам — *Hyacinthus*, *Hyacinthella*, *Alrawia*, а также фрагменты рода *Bellevalia* (Persson, Wendelbo, 1979; Wendelbo, 1980; Bothmer, Wendelbo, 1981; Persson, Wendelbo, 1981). В этих работах проведено четкое разграничение этих родов и обоснованы их границы, так как ранее отдельные виды этих родов, в том числе и виды *Bellevalia*, ошибочно переносились некоторыми авторами из одного рода в другой. Для завершения монографии по роду *Bellevalia* Wendelbo требовалось проработать материал по кавказским видам. С этой целью он посетил в мае 1979 г. Ленинград и Тбилиси, но был разочарован тем, что не обнаружил типов видов *Bellevalia*, описанных Ю. Н. Вороновым, и рисунков этих видов, выполненных А. Вороновой. Wendelbo собирался приехать в СССР вторично

на длительный срок по приглашению А. Л. Тахтаджяна и посетить прежде всего Армению, но этому помешала его неожиданная кончина 25 сентября 1981 г. Обработки Wendelbo рода *Bellevalia* для «Флор» Турции, Ирака и Ирана были опубликованы после его смерти (Wendelbo, 1984, 1985, 1990). В письмах ко мне Wendelbo неоднократно сетовал на трудности как в отношении таксономии рода *Bellevalia* в целом, так и в отношении кавказских и турецких видов. Решение проблем систематики кавказских видов он видел в том, чтобы сделать сборы в «locus classicus» и получить полное представление об окраске бутонов, цветков, включая окраску долей отгиба околоцветника, а также об ее изменчивости.

В настоящей работе использованы материалы Гербариев Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), Института ботаники АН Грузии (TBI), Гос. Музея Грузии (TGM), Института ботаники НАН Армении (ERE), а также выполненные А. Вороновой акварельные рисунки видов *Bellevalia*, описанных Ю. Н. Вороновым (1927). Эти рисунки были обнаружены мной в LE уже после кончины Wendelbo. Они сделаны с живых растений, собранных в «locus classicus» и культивировавшихся в Кавказском отделе Тифлисского ботанического сада. Под каждым рисунком рукой А. Вороновой написано название вида, пункт сбора материала (лишь у *B. araxina* он не указан), место культивирования растения и дата изготовления рисунка (изображение цветущего растения сопровождается рисунком фрагмента кисти со зрелыми плодами). На обороте рисунков эти данные написаны рукой Ю. Н. Воронова. Рисунки видов *Bellevalia* представляют собой не только ценный иллюстративный материал, но при отсутствии соответствующих гербарных типов с полным основанием законно могут быть выбраны в качестве типа, так как они были сделаны в 1922—1924 гг., т. е. до публикации работы Воронова (1927) с описанием видов *Bellevalia*.

Представленный в настоящей статье конспект рода *Bellevalia* в Крыму, на Кавказе и Средней Азии, т. е. на территории бывшего СССР, содержит 10 видов, а не 17, как в обработке Лозина-Лозинской (1935), и не 15, как в сводке С. К. Черепанова (1995); 7 видов встречаются на Кавказе и по 2 вида в Крыму и в Средней Азии. Изученные виды отнесены к 4 секциям, согласно системе рода, разработанной Feinbrun (1940) и частично переработанной Wendelbo (1980). Мною внесены изменения в видовой состав секций, проведена типификация секций, видов и их синонимов. Для каждого вида приводится синонимика, сведения о типе и географическом распространении, а также комментарии. При указании распространения видов на Кавказе используется районирование, принятое для создаваемой в настоящее время сводки «Конспект флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Данную работу я посвящаю памяти выдающегося норвежского ученого, проф. Пэра Венделбо (1927—1981).

Род *Bellevalia* Lapeyr., 1808, Journ. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts, 67 : 425, nom. cons.

Тип: *B. operculata* Lapeyr. (=*B. romana* (L.) Reichenb.).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *BELLEVALIA*

1. Кисть во время цветения цилиндрическая, рыхлая или яйцевидно-эллипсоидальная, плотная. Цветоножки почти равные околоцветнику или короче его . . . . 2.
\+ Кисть во время цветения обычно коническая. Цветоножки превышают длину околоцветника, при плодах — во много раз . . . . 7.
2. Кисть цилиндрическая, рыхлая. Бутоны фиолетовые; цветки бурые или коричневые . . . . 3.
\+ Кисть яйцевидно-эллипсоидальная, плотная. Бутоны и цветки темно-синие или фиолетовые . . . . . . 5.
3. Цветки зигоморфные, нижняя доля околоцветника несколько длиннее верхних. Околоцветник 8—11 мм дл., буроватый, с зелеными жилками. Пыльники фиолетовые . . . . 1. *B. macrobotrys*.
\+ Цветки актиноморфные . . . . 4.
4. Околоцветник бурый, с темными (черноватыми в гербарии) кончиками долей. Пыльники желтые . . . . 2. *B. fominii*.

+ Околоцветник коричневый или светло-коричневый (у живых растений) с зеленоватыми кончиками долей. Пыльники фиолетовые . . . . 3. *B. lipskyi*.
5. Листья в числе 4—8. Цветки черно-фиолетовые. Пыльники фиолетовые . . . . 10. *B. turkestanica*.
+ Листьев обычно 2. Цветки темно-синие. Пыльники желтые . . . . 6.
6. Цветущие растения высокие. (13) 25—35 (43) см. Кисть многоцветковая. Цветоножки 5—7 (10) мм дл., более или менее равные околоцветнику или превышают его . . . . 8. *B. pycnantha*.
+ Цветущие растения невысокие. 7—15 (21) см. Кисть малоцветковая. Цветоножки 2—3 мм дл., короче околоцветника . . . . 9. *B. paradoxa*.
7(1). Бутоны белые или зеленовато-белые. Доли отгиба околоцветника желтые или белые . . . . 8.
+ Бутоны фиолетовые. Доли отгиба околоцветника светло-бурые, с темной жилкой . . . . 9.
8. Околоцветник бурый, с желтыми или желтовато-зеленоватыми долями . . . . 6. *B. speciosa*.
+ Околоцветник белый, быстро буреющий, с белыми долями . . . . 7. *B. saviczii*.
9. Околоцветник длинно-трубчато-колокольчатый, 9—13 мм дл. . . . . 4. *B. longistyla*.
+ Околоцветник трубчато-колокольчатый, 7—8 мм дл. . . . . 5. *B. montana*.

Секц. 1. *Nutantes* Feinbr., 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1, 4 : 337, («Nutans»); ead. 1986, in Fl. Palaest. 4 : 61. — Кисть во время цветения и плодоношения цилиндрическая, рыхлая. Все цветоножки почти одинаковой длины, преимущественно поникающие, в начале цветения почти равные длине околоцветника.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. trifoliata* (Ten.) Kunth.

Подсекц. 1. *Coloratae* Feinbr., 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1, 4 : 337, («Colorata»), excl. *B. lutea*; ead. 1986, in Fl. Palaest. 4 : 62. — Бутоны окрашенные.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. trifoliata* (Ten.) Kunth.

1. *Bellevalia macrobotrys* Boiss., 1853, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 13 : 35; Wendelbo, 1984; in Davis, Fl. Turk. 8 : 266; id. 1985, in Townsend, Fl. Iraq, 8 : 116; id. 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 152; Мордак и Абдуллаева, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 27. — *B. zygomorpha* Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 618; Лозинск., 1935, во Фл. СССР. 4 : 398; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 173; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 624; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 186; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 279.

Описан из Палестины («in arvis Palaestinae calidioris in regione Amelecitarum ad meridiem urbis Gaza sita, inter Ramla et Hierosolymam»).

Тип (sec. Wendelbo, 1990): «inter Ramla et Hierosolymam. E. Boissier» (G — BOISS).

Кавказ: Вост. Кавк. (Ман.-Самур., Кубин.); Вост. Закавк. (Алаз.-Агрич., Шир., Иорск.-Шек., Н. Кур.); Талыш. — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (южн. Турция, Сирия, Палестина, Ирак, зап. и южн. Иран); Сев. Африка (Египет).

Вид указан также для Южн. Закавказья: Нах. (Гроссгейм, 1940 : 173, карта 200; Исаев, 1952: 186), Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1940 : 173, карта 200).

Указание А. А. Гроссгейма (1940) на нахождение этого вида в районе Мегри не комментируется во «Флоре Армении» (Шхиян, Нерсесян, 2001), хотя сам вид приводится с примечанием, что его нахождение в Армении возможно. А. А. Нерсесян выражает сомнение в тождественности *B. zygomorpha* Woronow и *B. macrobotrys*, обосновав это тем, что она не видела типа последнего вида. Однако на идентичность этих видов указала еще Feinbrun (1940), которая видела образцы *B. zygomorpha* (LE) и живые растения *B. macrobotrys* в окр. Иерусалима. Wendelbo (1990), видевший тип *B. macrobotrys*, подтвердил вывод Feinbrun. Здесь будет уместно процитировать лектотип *B. zygomorpha*. Wendelbo полагал, что типом этого вида является образец: «Prov. Baku, distr. Lenkoran. Prope pag. Eschakczi, 20 V 1910, E. Koenig» (TBI!) (Wendelbo, 1979, in sched. TBI), но, согласно протологу («Descriptio e speciminibus vivis in horto Tiflisiensi cultis et e loco Eshaktshi distr. Lenkoran allatis»), следует выбрать в качестве типа рисунок, сделанный с живых растений, по которому был описан вид.

Лектотип *B. zygomorpha* (Мордак, hic designatus): [Ic.] «*Bellevalia* n. sp. Эшакчи Ленкор. у. [? Е. Кениг]. Выращено в Т. Б. С. 12 IV 1922; рисунок Вороновой» (LE!).

В качестве лектотипа *B. zygomorpha* это рисунок выбран в соответствии со статьей 9.10. «Международного кодекса ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс)» (Международный..., 2001).

2. *B. fominii* Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 617; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 402; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 173; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 625; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 186; Wendelbo, 1984, in Davis, Fl. Turk. 8 : 267; id. 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 153; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 276. — *Hyacinthus macrobotrys* (Boiss). Baker subsp. *caucasicus* Miscz., 1927, Тр. Кубан. сель.-хоз. ин-та, 5 : 158.

Описан с Кавказа (Вост. Закавказье) по культивировавшимся в Тифлисском ботаническом саду растениям, собранным в Мильской степи (Азербайджан), в урочище Пейджамбар, А. Шелковниковым («bulbos attulit e steppa Mil. loc. Pejhambar, cl. A. Schelkownikow»).

Лектотип (hic designatus): [Ic.] «Мильская степь. [А. Шелковников]. Выращено в Т. Б. С., 10 IV 1922; рисунок А. Вороновой» (LE!) (рис. 1).

Кавказ: Вост. Закавк. (Иорск.-Шек.: Грузия, Шир., Караб., Н. Кур.), Юго-Зап. Закавк. (Джав.-В. Ахур.), Южн. Закавк. (Ю. Караб.), Талыш. — Общ. распр.; Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

Вид указан также для Вост. Закавказья: Мург.-Муровд. (Исаев, 1952 : 186), Южн. Закавказья: Севан, Занг., Мегр.-Зан. (Шхиян, Нерсесян, 2001 : 276).

Лозина-Лозинская (1935) приводит для Кавказа вид *B. aucheri* (Baker) Losinsk., который на Кавказе не встречается. С. К. Черепанов (1995), основываясь на синонимике этого вида, справедливо отметил, что *B. aucheri* (Baker) Losinsk. p. p. = *B. fominii*. Вместе с тем один из синонимов — *B. ciliata* var. *stenophylla* Boiss. — является синонимом *B. saviczii* (Wendelbo, 1990).

Для Грузии *B. fominii* приводится впервые.

3. *B. lipskyi* (Miscz.) E. Wulf, 1930, Фл. Крыма, 1, 3 : 56; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 402; Привалова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма: 91; Мордак, 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 252. — *Hyacinthus lipskyi* Miscz., 1927, Тр. Кубан. сел.-хоз. ин-та, 5 : 153.

Описан с южного берега Крыма («На полях ю. берега Крыма, у Балаклавы! В Балаклавской долине! У Алупки!»).

Лектотип (Мордак, hic designatus): «Балаклавская долина, 30 IV 1905, N. A. Busch.» (LE! cum isolectotypis 2).

Крым (южный берег, редко). — Общ. распр.: эндемик.

Секц. 2. *Conicae* Feinbrun, 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1, 4 : 337, («Conica»); ead. 1986, in Fl. Palaest. 4 : 65 — Кисть во время цветения рыхлая, коническая, яйцевидная или продолговатая, во время плодоношения коническая. Цветоножки значительно превышают длину околоцветника; нижние цветоножки во много раз превышают длину верхних.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. ciliata* (Cyr.) Nees.

Подсекц. 1. Orientales Feinbrun, 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1, 4 : 337 («Orientalis»), excl. *B. sarmatica*; ead. 1986, in Fl. Palaest. 4 : 65. — Бутоны фиолетовые или лиловые.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. ciliata* (Cyr.) Nees.

4. *B. longistyla* (Miscz.) Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 234; он же, 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 171; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 625; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 401; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 184; Wendelbo, 1984, in Davis, Fl. Turk. 8 : 269; id. 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 158; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 273. — *Hyacinthus longistylus* Miscz. 1927, Тр. Кубан. сель.-хоз. ин-та 5 : 157. —



Рис. 1. *Bellevalia fominii* Woronow.

Фотография рисунка А. Вороновой.

B. araxina Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 615; Лозинск., 1935, цит. соч. : 401. — *B. makuensis* auct. non Woronow ex Grossh.: Мордак и Абдуллаева, 1991, Нов. сист. высш. раст. 28 : 27.

Описан с Кавказа (Южн. Закавказье и Талыш [?]. Нахичеванская АР, «Османгенский перевал, луга Зуванда, 5000' [?], Акимцев; по Араксу, в Карабахе у Мигри [Мегри], 4, 1843, Радде»).

Лектотип (Мордак, hic designatus): «Araxes (Migri) IV, 1893, Krasky» (TGM!).

Кавказ: Южн. Закавк.: (Ерев., Нах.). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Иран).

В тексте протолога есть описки и ошибки. На ошибочное цитирование «Радде» впервые указал Ю. Н. Воронов (1927 : 612). К сожалению, Wendelbo типового материала не видел. Я обнаружила его позднее, в 1983 г., в отдельной папке «предполагаемых типов», которые были отобраны заведующей ботаническим отделом Музея Грузии и автором работы о типах В. И. Папавой (1954).

Вид указан также для Южн. Закавказья: Мегр.-Зан. (Мегри) (Гроссгейм, 1940 : 171, карта 196), но это указание во «Флоре Армении» (Шхиян, Нерсесян, 2001 : 273) не комментируется.

B. araxina Woronow, отнесенная в синонимы к *B. longistyla*, описана по живым растениям, выращенным в Тифлисском ботаническом саду из луковиц, которые собрал А. А. Гроссгейм в 1923 г. у с. Тумбул (окр. Нахичевани). В качестве лектотипа *B. araxina* мною выбран рисунок, сделанный с этих растений, что соответствует статье 9.10. «Международного кодекса ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс)» (Международный..., 2001).

Лектотип (Мордак, hic designatus): [Ic.] «*B. araxina* G. Wor. 15 IV 1924 Т. Б. С.; рисунок А. Вороновой» (LE!) (рис. 2). Тождественность *B. araxina* и *B. longistyla* признается всеми авторами, за исключением Лозина-Лозинской (1935). Однако у меня возникло сомнение в отношении самостоятельности *B. longistyla* после внимательного изучения имеющихся в моем распоряжении материалов по этому виду и по *B. glauca* (Lindl.) Kunth. Последний был описан по выращенному в Англии растению, луковица которого была собрана в Иране («Persia, 1825, Henry Willoch»). Wendelbo не видел типового материала *B. glauca* и в своих последних работах (Bothmer, Wendelbo, 1981; Wendelbo, 1985, 1990) отмечал, что имеется ряд проблем, связанных с идентификацией вида, описанного как *B. glauca*, и что материал, относимый им к этому виду, соответствует иллюстрации J. Lindley (1827, Bot. Reg. 13 : tab. 1085!). Wendelbo не видел и типа *B. longistyla*, и рисунка *B. araxina*, поэтому он отметил в отношении *B. longistyla*, что материал, бывший в его распоряжении, «кажется соответствует по большинству признаков описанию этого вида». Я не решаюсь утверждать тождественность видов *B. glauca* и *B. longistyla*, но хочу обратить внимание на некоторые факты. На рисунке *B. glauca* (= *Muscari glaucum* Lindl.) изображено растение с фиолетово-зеленоватыми цветками, доли околоцветника которых белые с зеленой жилкой, широко раскрытые и из них выдаются тычинки с синими или фиолетовыми пыльниками. Эти признаки полностью совпадают с признаками *B. araxina*, изображенной А. Вороновой.

Описания *B. glauca* и *B. longistyla* (Wendelbo, 1990) очень сходны, за исключением размеров околоцветника. Следует отметить, что пыльники у *B. longistyla* синие, а не желтые, вопреки указаниям А. А. Гроссгейма (1949) и Я. М. Исаева (1952).

5. *B. montana* (C. Koch) Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 304; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 403; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 172; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 624. — *Muscari montanus* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 253. — *M. wilhelmsii* Stev., 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, 30, 3 : 84. — *Bellevalia wilhelmsii* (Stev.) Woronow ex Grossh., 1925, в Гроссг., Сосн., Шишк. Фл. Тифл. 1 : 113; Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 617, emend.; Лозинск., 1935, цит. соч. : 403; Гроссг., 1940, цит. соч. : 172; он же, 1949, цит. соч. : 625; Шхиян, 1941, во Фл. Груз. 2 : 506; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 185; Мордак и Абдуллаева, 1991, Нов. сист. высш.



Рис. 2. *Bellevalia araxina* Woronow.

Фотография рисунка А. Вороновой.

раст. 28 : 27. — *Hyacinthus glaucus* (Lindl.) Baker var. *montanus* (C. Koch) Miscz., 1927, Тр. Кубан. сель.-хоз. ин-та 5 : 156. — *Bellevalia albana* Woronow, 1927, l. c. : 615; Лозинск., 1935, цит. соч. : 397; Гроссг., 1940, цит. соч. : 172; он же, 1949, цит. соч. : 625; Тахт. и Фед., 1972, Фл. Ерев. : 326. — *B. makuensis* Woronow ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 234; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 171; он же, 1949, цит. соч. : 625; Исаев, 1952, цит. соч. : 185. — *B. glauca* auct. non (Lindl.) Kunth: Taxt. и Фед. 1972, цит. соч. : 326; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 273.

Описан из Армении («Auf der Höhe des Lelwar auf Trachyt, c. 5500' hoch, im Gaue Lori, 3500', und Gaue Schuragel, ohnweit [? unweit] der Ruinen von Ani, c. 4200' hoch»).

Лектотип (Wendelbo, 28 V 1979, in sched. LE, Мордак, hic designatus): «Lori et Schuragel. 1837 [«1838»] N 344. Dr. Koch» (LE! cum isolectotypo).

Кавказ: Центр. Закавк. (Карт.-Ю. Ос.), Вост. Закавк. (Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.), Южн. Закавк. (Ерев., Дар., Нах.). — Общ. распр.: эндемик. Возможно нахождение в Юго-Зап. (Турция).

Вид указан также для Центр. Закавказья: Лори; Юго-Зап. Закавказья: Джав.-В. Ахур. (Koch, 1849 : 253); Южн. Закавказья: Севан (Шхиян, Нерсесян, 2001 : 276).

Тождественность видов, названия которых перечислены в номенклатурной цитате, подтверждается соответствующим типовым материалом, а также рисунками А. Вороновой, сделанными с живых растений. Большинство изученных образцов *B. montana* имеет продолговато-коническую кисть, но имеются экземпляры с более длинными нижними цветоножками, отчего кисть приобретает ширококоническую форму, что изображено на рисунке *B. albana*, выполненном А. Вороновой.

B. wilhelmsii (Stev.) Woronow ex Grossh., отождествленная здесь с *B. montana*, описана из Закавказья. («Ex Iberia et Armenia»).

Лектотип (Wendelbo, 28 V 1979, in sched. LE, «isotypus», Мордак, hic designatus): «Iberia. Wilhelms» (LE!). Имеется также рисунок этого вида: «Мцхет, 14 IV 1922. (Выращено в Т. Б. С.); рисунок А. Вороновой» (LE!).

B. albana Woronow (= *B. montana*) описана из Азербайджана («e monte Kharami prope Adzhikabul allatis et in sectione caucasica Horti Tiflisiensis cultis. Vidi quoque specimina viva e ditione Aresh»).

Лектотип (Мордак, hic designatus): «Боздаг. Ареш. у. 14 IV 1922. (Выращено в Т. Б. С.); рисунок А. Вороновой» (LE!).

B. makuensis Woronow ex Grossh. является весьма неясным видом. Название «*B. makuensis* Woronow (ined.)» приведено А. А. Гроссгеймом (1928 : 234) в ключе для определения видов с указанием района — «Нах.» (Нахичеван). Однако никаких образцов и рисунков этого вида из «locus classicus», судя по названию, из Маку (сев. Иран) не имеется. Нет никаких упоминаний об этом виде в работе Ю. Н. Воронова (1927). Судить о том, что Гроссгейм понимал под *B. makuensis*, можно только по образцам, определенным как *B. makuensis* и собранным в районах, которые он процитировал позднее (Гроссгейм, 1940 : 171). 2 гербарных листа из них (...«у Азнабюрта. 1939. Собр. и опред. Гроссгейм») справедливо отнесены Wendelbo к *B. longistyla*, а 3-й образец («между Джульфой и Дарошеном. 1934, собр. и опред. Карягин») — идентичен *B. albana*.

Согласно рисункам *B. wilhelmsii* и *B. albana* (= *B. montana*), выполненным А. Вороновой, цветки *B. montana* зеленовато-бурые или коричневатые, доли околоцветника светло-бурые с зеленой жилкой, нераскрытые, пыльники не выставляющиеся из зева околоцветника. Эти признаки не согласуются с признаками *B. glauca* (см. примечание к *B. longistyla*), вследствие чего отождествлять *B. glauca* с *B. montana*, как это принято П. И. Мищенко (1927), а также А. С. Шхиян и А. А. Нерсесян (2001), по моему мнению, не следует. Лозина-Лозинская (1935) и Я. М. Исаев (1952) ошибочно указывают, что пыльники у *B. wilhelmsii* желтые, тогда как желтый цвет имеет лишь пыльца, а сами пыльники синие, но в гербарии часто почти выцветшие.

Подсекц. 2. *Occidentales* Feinbrun, 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1, 4 : 337, («Occidentalis»), incl. *B. lutea* et *B. sarmatica*; ead. 1986, in Fl. Palaest. 4 : 66. — Бутоны белые.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. speciosa* Woronow ex Grossh.

6. *B. speciosa* Woronow ex Grossh., 1925, в Гроссг., Сосн., Шишк. Фл. Тифл. 1 : 113; Воронов, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 613, emend.; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 404; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 171; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 625; Шхиян, 1941, во Фл. Груз. 2 : 507. — *B. lutea* Bordz. 1926, Укр. бот. журн. 3 : 52; Лозинск., 1935, цит. соч. : 402; Гроссг., 1940, цит. соч. : 172; он же, 1949, цит. соч. : 624; Шхиян, 1941, цит. соч. : 506. — *Hyacinthus sarmaticus* Pall. ex Miscz., 1927, Тр. Кубан. сель.-хоз. ин-та, 5 : 155; Pall. 1797, Nova Acta Acad. Sci. Petrop. 10 : 309, nom. nud.; Pall. ex Georgi, 1800, Georgi, 1800, Geogr. Phys. Naturhist. Beschr. Russ. Reichs, 3, 4 : 911, nom. nud. — *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Miscz.) Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 611, 613, in adnot.; Лозинск., 1935, цит. соч. : 397; Гроссг., 1940, цит. соч. : 171; он же, 1949, цит. соч. : 625; Привалова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма : 90; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 160; Мордак, 1979, во Фл. Европ. части СССР, 4 : 252; Wendelbo, 1984, in Davis, Fl. Turk. 8 : 269; id. 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 159; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 273.

Описан из Грузии (окр. Тбилиси) («Табахмела, в посевах, очень редко»).

Крым, Кавказ: Зап. Предкавк., Вост. Предкавк. (В. Ставр.), Центр. Кавк. (В. Кум., В. Тер.), Сев.-Зап. Закавк. (Анап.-Гел.), Центр. Закавк. (Лори), Юго-Зап. Закавк. (Месх., Араг.), Южн. Закавк. (Ерев.) — Общ. распр.: Юго-Вост. и Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Иран).

Wendelbo, не зная работы А. А. Гроссгейма и др. (1925), где была обнародована *B. speciosa*, указал тип согласно работе Воронова (1927): «Карсская обл., Карсский окр. ст. Мацра, 13 VI 1903, С. Михайловский» (TBI!) (Wendelbo, 1979, in sched. TBI).

Имеется рисунок растения, собранного в том же месте и тем же коллектором. «Ст. Мацра Карсского окр. 20 IV 1922. (Выращено в Т. Б. С.)». Рисунок А. Вороновой (LE!).

Вид приводится также для Центр. Закавказья: Карт.-Ю. Ос. (окр. Тбилиси, Гроссгейм и др., 1925 : 113; Гроссгейм, 1940 : 171) и Юго-Зап. Закавказья: Джав.-В. Ах. (Бордзіловський, 1926 : 52; Шхиян, 1941 : 506).

B. lutea Bordz. (= *B. speciosa*), описана из Грузии (Джавахетия); тип вида («prope oppidum Akhalkalaki, anno 1907 Junio. E. Bordzilowski), прежде хранившийся в KW, утрачен.

B. sarmatica (Pall. ex Miscz.) Woronow (= *B. speciosa*) описана из Крыма и Предкавказья («у Симферополя! Феодосии! на Керченском п-ове! у Анапы! Тамань! Ейск! У Ставрополя! Моздока! Георгиевска!»). Несмотря на отсутствие типовых экземпляров *B. speciosa*, *B. lutea* и *B. sarmatica*, у меня нет сомнений в тождественности этих видов, так как всем трем свойственен важный отличительный признак — желтые или желтовато-зеленоватые доли отгиба околоцветника. Наличие ширококонической кисти является довольно стабильным признаком *B. speciosa*. Только однажды мы собрали растения с цилиндрической кистью («Крым, Бахчисарайский р-н, Ново-Павловка, степной склон у полей и виноградников, 11 V 1977, № 1716, Е. Мордак и Л. Свешникова») (LE).

7. *B. saviczii* Woronow, 1927, Изв. Главн. бот. сада СССР, 26, 6 : 614; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 403; Введ., 1963, во Фл. Тадж. ССР, 2 : 276; Freitag a. Wendelbo, 1970, Israel Journ. Bot. 19 : 220; Пазий, 1971, в Опред. раст. Средн. Азии, 2 : 111; Wendelbo, 1985, in Townsend, Fl. Iraq, 8 : 120; id. 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 161; Никитин и Гельдиханов, 1988, Опред. раст. Туркм. : 115.

Описан из Туркмении («in montibus Kopet-dagh Transcaspiae supra Ashhabad ad fines Persiae, in juniperetis prope Tchajok. alt. 2600—3300 m. s. m. Descriptio ex speciminibus in sectione turkestanica Horti Tiflisiensis cultis, bulbos W. Sawicz attulit»).

Лектотип (Мордак, hic designatus) [lc.]: «Закаспийская обл. Асхабадский район, Копет-даг, около погран. поста Чаек на W по пограничной тропе роща древовидного можжевельника, выс. 8000—10000′, 6 V 1923, В. Савич, рисунок А. Вороновой» (LE!).

Средняя Азия: Копетдаг (юго-зап., центр. и вост.), Бадхыз, Памиро-Алай (юго-зап. и южн.). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (Ирак, Иран, Афганистан, Пакистан).

Как следует из протолога, вид описан по живым растениям, выращенным из луковиц, собранных В. Савичем у поста Чаек. Место сбора этих растений приведено на рисунке А. Вороновой, который выбран нами в качестве лектотипа в соответствии со статьей 9.10 «Международного кодекса ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс)» (Международный..., 2001).

Секц. 3. *Oxyodontae* Losinsk. ex Wendelbo, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38, 3 : 426; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 404 («Oxyodon»), descr. ross. — Кисть во время цветения плотная, яйцевидно-эллипсоидальная, во время плодоношения обычно цилиндрическая. Цветоножки короче или почти равные по длине околоцветнику.

Тип: *B. pycnantha* (C. Koch) Losinsk.

8. *B. pycnantha* (C. Koch) Losinsk., 1935, во Фл. СССР, 4 : 404; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 174; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 625; Исаев, 1952, во Фл. Азерб. 2 : 186; Wendelbo, 1984, in Davis, Fl. Turk. 8 : 272; id. 1985, in Townsend, Fl. Iraq, 8 : 125; id 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 163; Шхиян и Нерсесян, 2001, во Фл. Арм. 10 : 279. — *Muscari pycnanthum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 255.

Описан из Армении («Auf den ersten Terrassen des Alagäs im Gaue Schuragel auf Trachyt, c. 6000′ hoch, C. Koch»). Кавказ: Юго-Зап. Закавк. (Араг.), Южн. Закавк. (Ерев., Севан, Дар., Нах., Занг.). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-вост. Ирак, сев. и зап. Иран).

9. *B. paradoxa* (Fisch. et C. A. Mey.) Boiss., 1882, Fl. Or. 5 : 308, p. p. excl. syn. *B. pseudomuscari*; Гроссг., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 174, cum auct. Grossh.; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 625; Wendelbo, 1984, in Davis, Fl. Turk. 8 : 274. — *Hyacinthus paradoxus* Fisch. et C. A. Mey., 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 1 : 30. — *Muscari paradoxum* (Fisch. et C. A. Mey.) C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 253; Лозинск., 1935, во Фл. ССР, 4 : 421, p. p., cum auct. Baker. — *M. acutifolium* Boiss., 1882, l. c. : 300. — *Bellevalia acutifolia* (Boiss.) Deloney, 1922—1924, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 1 : 44; Лозинск., 1935, цит. соч. : 405. — *Pseudomuscari paradoxum* (Fisch. et C. A. Mey.) Garbari, 1970, Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem. B, 77 : 112; id. 1972, Webbia, 27, 2 : 374; Чер., 1995, Сосуд. раст. Росс. и сопред. гос. : 529.

Описан из Грузии («in montibus provinciae Guriel, versus pontum Euxinum»).

Лектотип (P. Wendelbo, 1979, in sched. LE, Шхиян и Нерсесян, 2001): «Guriel. Juni. Juli. 1830. Szovits» (LE! cum isolectotypo).

Кавказ: Зап. Закавк. (Рион.-Квир., Адж.); Центр. Закавк. (Карт.-Ю. Ос., Лори); Вост. Закавк. (Мург.-Муровд., Караб.); Юго-Зап. Закавк.; Южн. Закавк. (Ерев., Севан). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Секц. 4. *Muscarioides* Feinbrun, 1940, Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser., 1, 4 : 338; Freitag a. Wendelbo, 1970, Israel Journ. Bot. 19 : 224. — Кисть во время цветения цилиндрическая или яйцевидная, во время плодоношения — цилиндрическая. Цветоножки почти равные, значительно короче околоцветника.

Лектотип (Мордак, hic designatus): *B. turkestanica* Franch. (= *B. atroviolacea* Regel).

10. *B. turkestanica* Franch., 1884, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6 (Bot.) 18 : 256; Лозинск., 1935, во Фл. СССР, 4 : 396; Wendelbo, 1990, in Rech. f. Fl. Iran. 165 : 165. — *B. atroviolacea* Regel., 1884, Тр. Петерб. бот. сада, 8, 3 : 654; Лозинск., 1935, цит.





Рис. 3. *Bellevalia inconspicua* Vved.
Фотография типового образца.

соч. : 397; Введ. 1963, во Фл. Тадж. ССР, 2 : 275; Freitag a. Wendelbo, 1970, Israel Journ. Bot. 19 : 224; Пазий, 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 111; Никитин и Гельдиханов, 1988, Опред. раст. Туркм. : 115. — *B. inconspicua* Vved., 1946, Бот. матер. (Ленинград), 9, 4—12 : 245; id. 1963, цит. соч. : 275; Пазий, 1971, цит. соч. : 111.

Описан из Средней Азии (окр. Самарканда) («Pentes exposées au nord autour. d'Ibrahimata [Ibrahim-ata]. alt. appr. 800 m. 14 mars, N 1243, G. Capus») (P).

Средняя Азия: Кугитанг, Памиро-Алай (зап. и южн.). — Общ. распр.: Юго-Зап. Азия (сев. и сев.-вост. Афганистан).

Feinbrun (1940) отнесла к этой секции 2 вида: *B. atroviolacea* Regel и *B. turkestanica* Franch.

А. И. Введенский (1963) и В. К. Пазий (1971) справедливо считали *B. atroviolacea* и *B. turkestanica*, описанные в одном и том же году, тождественными видами, но полагали, что приоритетным названием является *B. atroviolacea*. Wendelbo (1990) первым обратил внимание на то, что Э. Л. Регель (Regel, 1884) сравнил свой вид с уже описанным *B. turkestanica*, что доказывает приоритет последнего названия.

B. inconspicua Vved. известна только по типовому образцу («Южн. Таджикистан. Кызыл-Кала. Высокие адыры, 700 м. 20 IV 1939. N 69. С. Тазьба» — LE!) (рис. 3). При первом взгляде на это растение создается впечатление, что этот вид не только не имеет родственных видов, как заметил сам Введенский («Affines species mihi ignota»), но и вообще не относится к роду *Bellevalia*. Все цветки короткого соцветия имеют расщепленные до основания и интенсивно скрученные, почти бесцветные доли, лишь с остатками буроватой окраски в основании околоцветника, только один, самый нижний, цветок соцветия и другой, отпрепарированный Введенским, имеют трубчатый околоцветник, присущий роду *Bellevalia*. Тщательный анализ типового образца и многих других образцов, принадлежащих различным среднеазиатским и кавказским видам, помог мне прийти к заключению, что *B. inconspicua* представляет собой поврежденное или пораженное растение *B. turkestanica*, возможно, пораженное насекомыми. Вначале к этому выводу меня привела идентичность листьев обоих видов. Подобные пораженные цветки малочисленные и только на верхушке соцветия можно наблюдать у *B. atroviolaceae* (= *B. turkestanica*) («distr. Kulab, infra Kysylssu × Akssu, 8—29 IV 1883, Regel; там же. Chodscha Mumyn. 29 III—10 IV 1883, Regel») (LE) и у кавказских видов, например *B. longistyla* («Nachitshevan, prope p. Aznabjurt, 7 V 1939, A. Grossheim») (LE).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49790, 00-04-49048). Благодарю Ю. Р. Роскова за изготовление фотографий. Особая благодарность Т. В. Егоровой за ценные указания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бордзіловський Э. І. Нові види рослин з Кавказу. Species novae e Caucaso // Укр. бот. журн. 1926. Т. 3. С. 50—52.

Введенский А. И. Лилейные — *Liliaceae* Hall. // Флора Таджикской ССР. М.; Л., 1963. Т. 2. С. 178—290.

Воронов Ю. Н. Материалы к познанию лилейных (*Liliaceae*) Кавказского края. I. Закавказские виды рода *Bellevalia* Lapeyr. // Изв. Главн. бот. сада СССР. 1927. Т. 26. Вып. 6. С. 610—620.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1940. Изд. 2. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И., Шишкин Б. К. Флора Тифлиса. Тифлис. 1925. Ч. 1. 211 с.

Исаев Я. М. Bellevalia Lapeyr. — Бельвалия // Флора Азербайджана. Баку. 1952. Т. 2. С. 183—187.

Лозина-Лозинская А. С. Бельвалия — Bellevalia Lapeyr. / Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 395—405.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс) / Перевод с англ. яз. СПб., 2001. 210 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.
Мищенко П. И. К систематике и географии крымско-кавказских видов рода *Hyacinthus* // Тр. Кубан. сель-хоз. ин-та. 1927. Т. 5. С. 149—159.
Пазий В. К. *Bellevalia* Lapeyr. — Бельвалия // Опред. раст. Средней Азии. Ташкент, 1971. Т. 2. С. 111—112.
Папава В. И. Аутентики флоры Кавказа семейства Лилейных (на грузинском яз., резюме на русск. яз.) // Вести. Гос. музея Груз. 1954. Т. 16—А. С. 69—87.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
Шхиян А. С. *Bellevalia* Lapeyr. // Флора Грузии. Тбилиси, 1941. Т. 2. С. 504—508. (На груз. яз.).
Шхиян А. С., Нерсесян А. А. Род *Bellevalia* Lapeyr. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Флора Армении. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 271—279.
Bothmer, R. von, Wendelbo P. Cytological and morphological variation in *Bellevalia* // Nord. Journ. Bot. 1981. Vol. 1. Pt 1. P. 4—11.
Feinbrun N. A monographic study of the genus *Bellevalia* Lapeyr (Caryology, taxonomy, geography) // Palest. Journ. Bot. Jerus. Ser. 1940. Vol. 1. P. 336—409.
Koch K. Beiträge zu einer Flora des Orientes // Linnaea. 1849. Bd 22. S. 177—338.
Persson K., Wendelbo P. *Alrawia*, a new genus of *Liliaceae — Scilloideae* // Bot. Not. 1979. Vol. 132. P. 201—206.
Persson K., Wendelbo P. Taxonomy and cytology of the genus *Hyacinthella* (*Liliaceae — Scilloideae*) with special reference to the species in S. W. Asia. Parts I—II // Candollea. 1981. Vol. 36. P. 513—541; 1982. Vol. 37. P. 157—175.
Regel E. Descriptiones plantarum novarum et minus cognitarum // Тр. Петерб. бот. сада. 1884. Т. 8, вып. 3. С. 641—702.
Wendelbo P. Notes on *Hyacinthus* and *Bellevalia* (*Liliaceae*) in Turkey and Iran // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1980. Vol. 38. Pt 3. P. 423—434.
Wendelbo P. *Bellevalia* Lapeyr. // P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1984. Vol. 8. P. 264—274.
Wendelbo P. *Bellevalia* Lapeyr. / C. C. Townsend, E. Guest (eds.). Flora of Iraq. Baghdad, 1985. Vol. 8. P. 113—126.
Wendelbo P. *Bellevalia* Lapeyr. / K. H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Graz, 1990. N 165. P. 149—165.

SUMMARY

A revision of the genus *Bellevalia* in the former USSR in presented. The genus includes 10 species (7 species occur in the Caucasus, 2 in the Crimea, 2 in the Middle Asia) belonging to 4 sections. The typification of names of the sections, the species and their synonyms is made.

УДК 582.632.1 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© Е. В. Банаев

О СТАТУСЕ ВИДА *ALNUS TINCTORIA* (*BETULACEAE*)

E. V. BANAEV. TO THE STATUS OF *ALNUS TINCTORIA* (*BETULACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: banaev@csbg.nsc.ru
Поступила 04.04.2000
Окончательный вариант получен 24.01.2002

Проанализированы спорные вопросы, касающиеся таксономического положения *Alnus tinctoria* Sarg. (*Betulaceae*). Показано, что *A. tinctoria* является синонимом *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.
Ключевые слова: *Alnus tinctoria*, таксономия.

Название *Alnus tinctoria* было обнародовано C. Sargent в 1987 г. Sargent характеризует *A. tinctoria* следующим образом: «Дерево 15—18 м выс. и до 60 см в диам. Листья продолговатые, с тупым клиновидным основанием, крупно двоякозубчатые или лопастные, снизу бледные покрыты мягким густым рыжим опушением, сверху

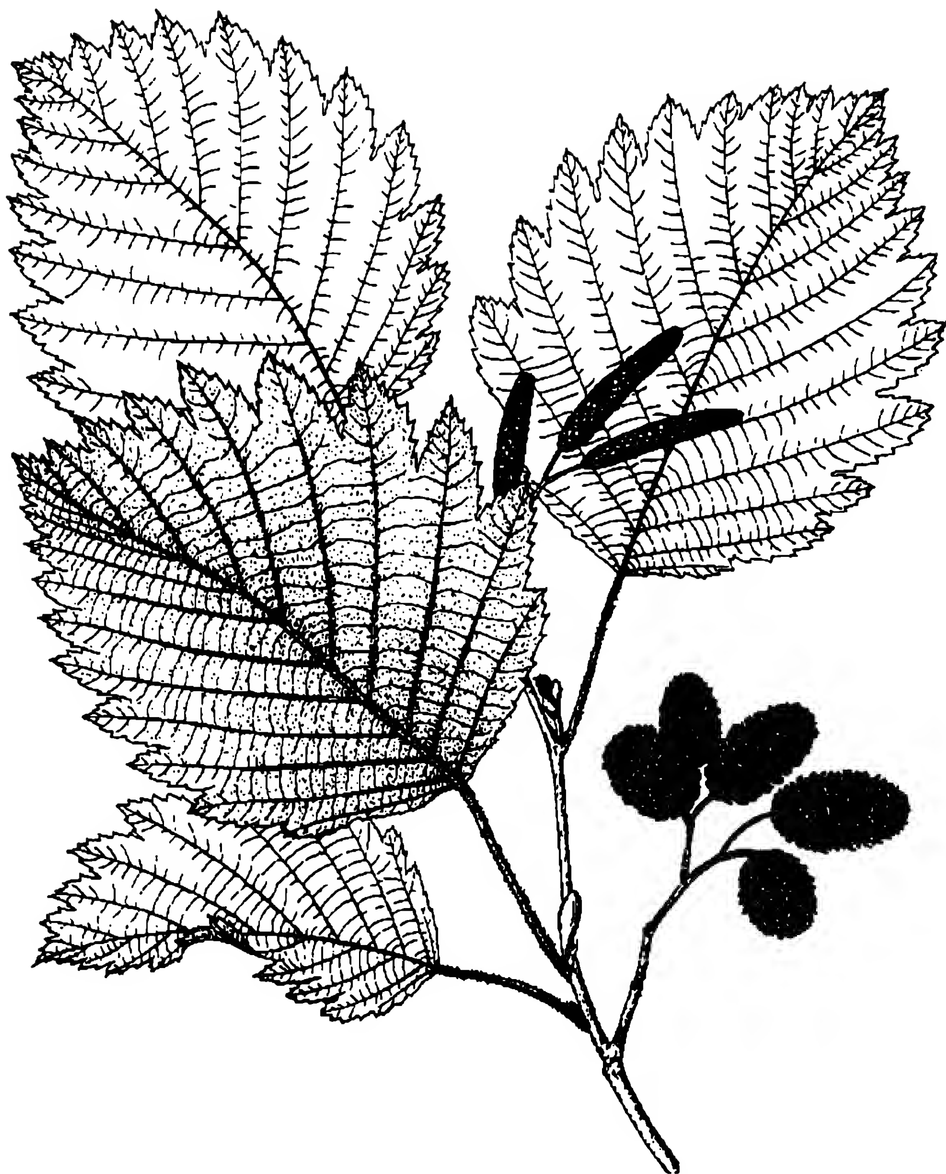


Рис. 1. *Alnus tinctoria* (по C. S. Sargent, 1897).

темно-зеленые, тонкие, пленчатые, 10—15 см дл. и 9—12 см шир., черешок около 4 см дл. Тычиночные сережки (осенью в год, предшествующий цветению, — прим. автора) около 3.5 см дл. и 0.8 см в диам., на ножке от 0.8 до 1.3 см дл. „Плоды" (пестичные сережки осенью в год плодоношения — прим. автора) около 1.3 см дл. и 0.8 см в диам.». Приведенный в протологе рисунок фрагмента побега (рис. 1), выполненного по материалам, собранным автором на о-ве Хоккайдо, является типом вида.

В. Л. Комаров (1903, 1936) указывал *A. tinctoria* для п-ова Корея и России (юг Дальнего Востока). Вопрос о статусе вида оставался спорным. С. К. Черепанов (1954) считал *A. tinctoria* гибридом *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. и *Alnus japonica* (Thunb.) Steud., позже — самостоятельным видом (Черепанов, 1981) и, наконец,



Рис. 2. Размеры листьев *A. hirsuta*.

синонимом *A. hirsuta* (Черепанов, 1995). В качестве синонима признавали *A. tinctoria* и японские ботаники (Ohwi, 1965). В. М. Урусов (1988) называет *A. tinctoria* и *A. hirsuta* викарными видами, В. Н. Ворошилов (1982) указывал, что взаимоотношения *A. tinctoria* с *A. hirsuta* представляются недостаточно ясными. Д. П. Воробьев (1968) отмечал, что в Гербариях Ботанического ин-та Ан СССР и Дальневосточного филиала СО АН СССР им не обнаружено ни одного экземпляра *A. tinctoria*.

В. А. Недолужко (1996), обработавший при участии А. К. Скворцова род *Alnus* Mill. для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», показал, что гербарный материал, который В. Л. Комаров отнес к *A. tinctoria*, был определен неверно, и *A. tinctoria* на Дальнем Востоке России отсутствует.

По оригинальному описанию и рисунку (рис. 1) *A. tinctoria* невозможно отличить от *A. hirsuta*.

Проведем сравнение этих видов по ряду признаков. Размеры вегетативных органов *A. hirsuta* в значительной мере обусловлены климатическими факторами. В межпопуляционной изменчивости метрических признаков листа вида прослеживается клинальность, вектор клины направлен на восток и юго-восток материковой части России (Банаев, 1997а). Длина листа *A. hirsuta* в ряде популяций Приморья достигает 13 см. В пойме р. Шкотовки (Приморский край, Шкотовский р-н) нами был обнаружен экземпляр *A. hirsuta*, длина и ширина листа которого составила 20 см (рис. 2). Крупные листья, почки и черешки, отмечаемые Sargent как особенность *A. tinctoria*, вполне обычны для *A. hirsuta* из Приморья.

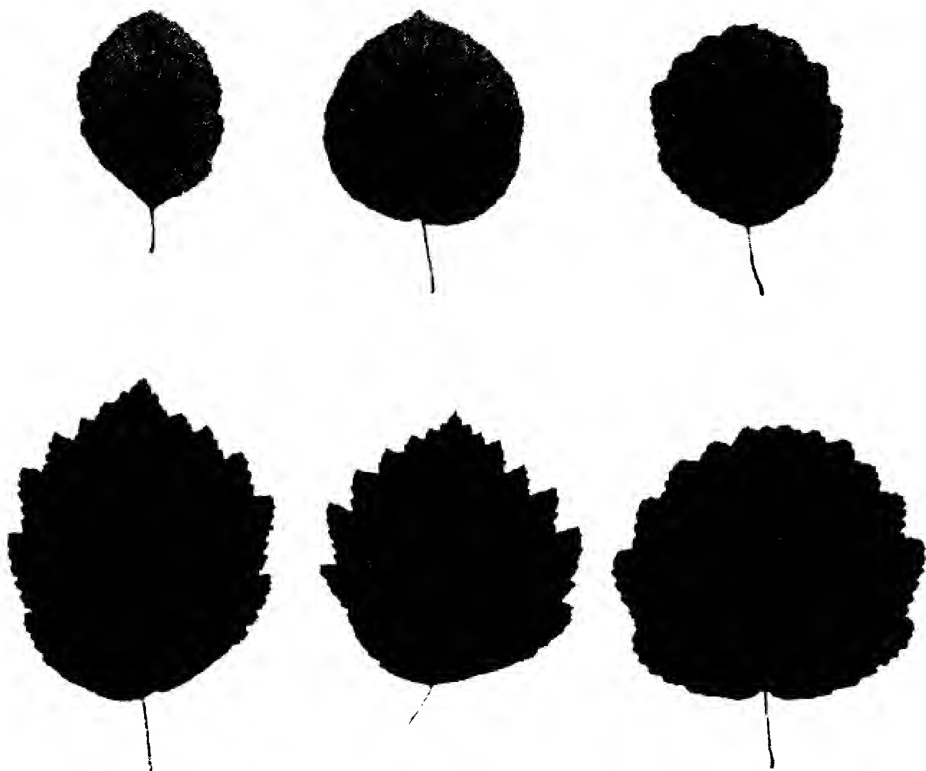


Рис. 3. Изменчивость формы листьев *A. hirsuta*.

У *A. hirsuta* существенно варьирует форма листовой пластинки (рис. 3). Лист, изображенный на рисунке Sargent как лист *A. tinctoria*, является типичным для *A. hirsuta*.

Полностью совпадают размеры «плодущих» сережек *A. tinctoria* (по данным Sargent — 1.3 см дл. и 0.8 см в диам.) и *A. hirsuta* (Банаев, 1997б).

Характер опушения листовой пластинки *A. hirsuta* варьирует в пределах популяций и между популяциями (Банаев, 1998). Особенности опушения листьев *A. tinctoria*, указанные Sargent, являются характерными для *A. hirsuta* из дальневосточных популяций.

Число пар боковых жилок и особенность жилкования листа аналогичны у *A. tinctoria* и *A. hirsuta*. На рисунке Sargent отчетливо просматриваются жилки в числе 10—12 пар, оканчивающиеся в зубцах листовой пластинки. Для *A. hirsuta* в Приморье характерны листья с числом пар боковых жилок от 8 до 12 шт., а среднее популяционное значение этого признака близко к 10.

Таким образом, надо согласиться с выводом Недолужко (1996), что все признаки *A. tinctoria* обычны для *A. hirsuta*. Заметим, что Sargent сравнивал *A. tinctoria* с *Alnus incana* (L.) Moench., а не с *A. hirsuta*. Он писал, что листья, тычиночные и плодущие сережки у *A. tinctoria* крупнее, чем у европейских или северо-американских форм *A. incana*. В то же время Sargent отметил, что японские ботаники считают эту ольху аналогичной формам из Маньчжурии и Сибири, которые E. Spach рассматривал в качестве разновидности *Alnus incana* var. *hirsuta* (= *A. hirsuta*) и высказал мнение, что, возможно, это представление является правильным, однако из-за недостатка репрезентативного материала по азиатским видам и формам ольхи в американском гербарии невозможно сформировать окончательное мнение по этому вопросу.

Исходя из вышеизложенного, следует вывод о том, что растение, описанное как *A. tinctoria*, не является ни самостоятельным видом, ни гибридной формой и, следовательно, название *A. tinctoria* следует отнести в синонимы к *A. hirsuta*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банаев Е. В. Особенности варьирования некоторых метрических признаков *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. в связи с проблемой биоразнообразия // Сибирский экологический журн. 1997а. № 1. С. 51—58.

Банаев Е. В. Изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 6. С. 86—91.

Банаев Е. В. Изменчивость опушения вегетативных органов *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 77—84.

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1903. Т. 2. 787 с.

Комаров В. Л. Род ольха — *Alnus* Gaertn. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 306—319.

Недолужко В. А. Род 4. Ольха — *Alnus* Mill. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1996. Т. 8. С. 24—27.

Черепанов С. К. Монография рода *Alnus* Mill. s.l.: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1954. 22 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Урусов В. М. Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток, 1988. 356 с.

Ohwi I. Flora of Japan. Washington. 1965. 1067 p.

Sargent C. S. New of Little-known Plants: *Alnus tinctoria* // Garden and Forest. 1897. Vol. 10. P. 472—473.

SUMMARY

Disputable questions of the taxonomic position of *Alnus tinctoria* Sarg. have been discussed. *A. tinctoria* is shown to be a synonym of *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.293

© Ю. В. Котлов

CATILLARIA ATOMARIOIDES (*CATILLARIACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ВИД ЛИШАЙНИКОВ ИЗ СИБИРСКОЙ АРКТИКИ

Y. V. KOTLOV. *CATILLARIA ATOMARIOIDES* (*CATILLARIACEAE*) NEW FOR RUSSIA LICHEN SPECIES FROM THE SIBERIAN ARCTIC

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: yurikotlov@yandex.ru
Поступила 18.06.2002

Обсуждается находка на архипелаге Северная Земля нового для России вида лишайников *Catillaria atomarioides*.
Ключевые слова: лишайники, *Catillaria atomarioides*, Россия, Северная Земля.

В ходе критической ревизии образцов лишайников сем. *Catillariaceae* Hafellner, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН, был обнаружен новый для России вид *Catillaria atomarioides*.

Catillaria atomarioides (Müll. Arg.) H. Kilias,
Herzogia **5** : 327 (1981)

Россия: *Таймырский (Долгано-Ненецкий) авт. округ:* Северная Земля, о-в Большевик, окр. оз. Предгорное, 79°10′ с. ш., 102°30′ в. д., каменистая полигональная тундра, на камне, 1992, **Ю. Котлов,** № 9207.73 (LE).

Таллом исчезающий, тонкий, трещиноватый до бородавчато-ареолированного. Ареолы 0.1—0.4 мм в диам., бежевые, темно-оливковые до темно-серых или серо-коричневых, матовые или слегка блестящие. Подслоевище черное. Фотобионт *Myrmecia*; клетки 7—17 мм в диам. Апотеции 0.1—0.2 мм в диам., рассеянные или собранные в небольшие группы. Диск плоский, со временем иногда становится выпуклым, черный, реже темно-коричневый, матовый; собственный край хорошо развит, тонкий, выступающий, одного цвета или несколько светлее диска. Эксципул черно-зеленый. Гипотеций бесцветный. Эпитеций темно-коричневый до зеленовато-черного. Гимений 30—40 мкм выс., бесцветный. Внутренние структуры апотециев от KOH не изменяются в окраске, от HNO_3 становятся багрово-красными. Парафизы 1.5—2 мкм шир., простые или иногда раздвоенные; верхушки утолщенные до 6 мкм шир., с темно-коричневыми «шапочками». Сумки *Catillaria*-типа, содержат 8 спор. Споры 2-клеточные, узкоэллипсоидные, 8.5—13.5 × 3—4 мкм.

Пикнидии у образца отсутствуют.

На силикатной горной породе вместе с *Lecidea lapicida* var. *pantherina* Ach., *Tremolecia atrata* (Ach.) Hertel, *Rhizocarpon* sp. и *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr.

Находка *C. atomarioides* на Северной Земле является довольно неожиданной — это первое указание вида не только для России, но также для Арктики и Азии. За пределами России *C. atomarioides* довольно широко распространен в Европе (Швеция, Дания, Великобритания, Нидерланды, Германия, Франция, Австрия, Венгрия,

Украина), где обитает на силикатных горных породах и кирпичах. Вне Голарктики вид известен только из Южной Африки (Kilias, 1981).

Хранящийся в LE образец был неверно определен как *C. chalybeia* (Borrer) A. Massal. и ошибочно указан под этим названием для Северной Земли (Andreev et al., 1996 : 143). *C. atomarioides* отличается от *C. chalybeia*, с которым его часто путают, более мелкими апотециями (0.1—0.2 vs. 0.2—1 мм в диам.) и бесцветным гипотецием (у *C. chalybeia* гипотеций темно-коричневый).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andreev M. P., Kotlov Yu. V., Makarova I. I. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Kilias R. Revision gesteinsbewohnender Sippen der Flechtengattung *Catillaria* Massal. in Europa // Herzogia. 1981. Vol. 5. № 3+4. P. 209—448.

SUMMARY

The lichen species *Catillaria atomarioides* (Müll. Arg.) H. Kilias was found for the first time in Russia on Bol'shevik Island (Severnaya Zemlya).

УДК 582.29 (571.54) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© Г. П. Урбанавичюс,[1] И. Н. Урбанавичене[2]

MICAREA ADNATA (*MICAREACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ СИБИРИ И АЗИИ ВИД ЛИШАЙНИКА

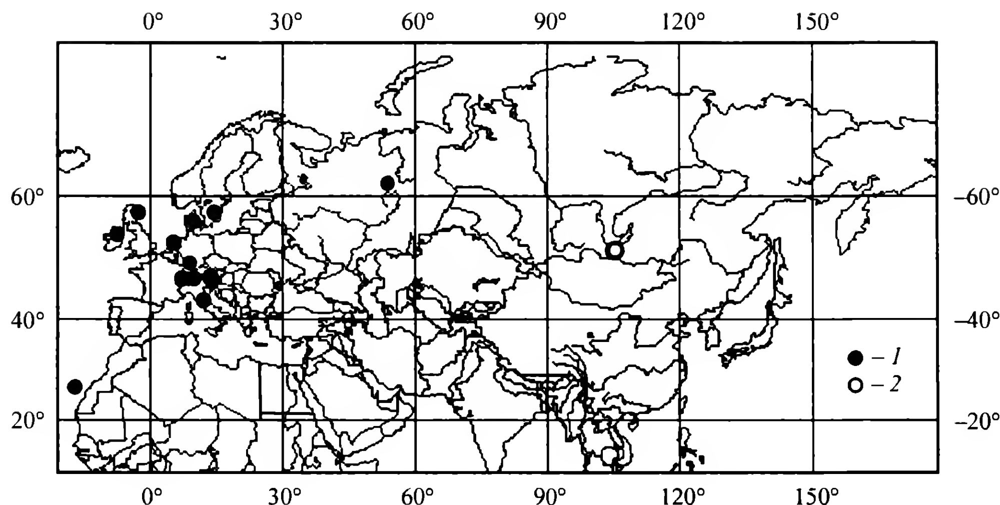
G. P. URBANAVICHUS, I. N. URBANAVICHENE. *MICAREA ADNATA* (*MICAREACEAE*), A NEW TO SIBERIA AND ASIA LICHEN SPECIES

[1] Полярно-альпийский ботанический сад-институт
184236 Кировск-6, Мурманская обл.
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник
671120 Бурятия, Кабанский р-н, пос. Танхой
E-mail: bainr@burnet.ru
Поступила 25.03.2002

Приводятся описание, экология и распространение лишайника *Micarea adnata*, нового для Сибири и Азии вида из Южного Прибайкалья.
Ключевые слова: лишайник, *Micarea adnata*, первая находка, Азия, Южное Прибайкалье.

При обработке коллекции лишайников, собранных нами летом 2001 г. в Республике Бурятия на территории Байкальского заповедника, был выявлен редкий вид из рода *Micarea* Fr., ранее считавшийся европейским и известный в России только из Республики Коми (Пыстина, 2001) — *M. adnata* Coppins. Место нахождения вида в Азии связано с одним из наиболее влажных районов России — северный макросклон хр. Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье), характеризующийся особым влажным прибайкальским типом поясности (Тюлина, 1976), где сосредоточены крупные массивы черневой тайги, обогащенные неморальными мезофильными реликтами (Урбанавичюс, 1997).

Поскольку в 7-м выпуске «Определителя лишайников России» (Определитель..., 1998) вид отсутствует, ниже приведено описание вида, согласно работам B. J. Coppins (1992) и V. Wirth (1995), с учетом собственных наблюдений. Показано отличие от других видов рода *Micarea*, с которыми *M. adnata* имеет некоторое сходство.



Распространение *Micarea adnata.*

1 — на Земном шаре, по литературным данным; *2* — местонахождение в Азии на хребте Хамар-Дабан.

Micarea adnata Coppins, 1983, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 11 (2) : 108—109. Таллом накипной, очень тонкий, гладкий или состоит из слитых мелких гранул, светло-серо-зеленый, как бы покрытый восковым налетом. Клетки фотобионта 4—7 мкм в диам. Апотеции 0.2—0.4 (0.6) мм в диам., светлые, светло-коричневатые, светло-желтовато- или красновато-коричневые, плотно прижатые к субстрату, изначально плоские, с хорошо заметным беловатым собственным краем, прижатым к субстрату, позднее становится выпуклым, без ясно выраженного края, часто сливаются в группы до 2 мм в диам. Эксципул бесцветный, хорошо выражен у молодых апотециев, у старых — неясный. Гимений бесцветный, 30—40 мкм выс. Гипотеций бесцветный. Парафизы многочисленные, 1—1.5 мкм шир. Сумки булавовидные, 30—35 × 10—12 мкм. Споры 2-, редко 1-клеточные, эллипсоидные, продолговато-яйцевидные, 9—16 × 3—5 мм.

Пикнидии многочисленные, 2 типов: а) крупные до 0.08—0.25 мм в диам., выпуклые, белые, погруженные в ареолы (спородохии), с простыми, эллипсоидными или яйцевидными конидиями, 6.5—9.5 × 2.3—3 мкм; б) мелкие, до 40—60 мкм в диам., белые, погруженные в таллом, с цилиндрическими конидиями, 4—5.5 × 1—1.5 мкм.

Таллом и апотеции от KOH, $Ca(ClO)_2$ и Pd не изменяются. Лишайниковые вещества не обнаружены.

Согласно B. J. Coppins (1992) и V. Wirth (1995), вид обычно произрастает на старой, полуразложившейся и трухлявой древесине, реже на отслаивающейся рыхлой коре старых деревьев в основании стволов (очень редко на торфянистых растительных остатках), во влажных старовозрастных лесах в горных районах с более или менее мягкой зимой или в океанических условиях.

По указаниям V. Wirth (1995), *M. adnata* является ацидофильным, омброфильным, более или менее тенелюбивым видом; часто встречается в сообществе *Micareetum prasinae*; имеет среднеевропейское, субатлантическое распространение с выходом в Средиземноморье.

Местонахождение в Азии: Республика Бурятия, Кабанский р-н, окр. пос. Танхой, Байкальский биосферный заповедник, 105°08′с. ш., 51°31′в. д.; 570 м над ур. м.; правый берег р. Осиновки Юбилейного лесничества, на трухлявом пне в березово-кедровом черничном лесу с рябиной и черемухой (здесь же обнаружен вид *Micarea prasina* Fr.); 3 VIII 2001, Г. Урбанавичюс 30801 (KRABG, LE).

Известное распространение вида: в России — Республика Коми, за пределами России — на юге Швеции, в Великобритании, Ирландии, Голландии, Дании, Германии, Австрии, Швейцарии, Италии, Словении, о-ве Мадейра (см. рисунок).

Отличается от *Micarea anterior* (Nyl.) Hedl. и *M. prasina* Fr. формой апотециев (уплощенные с плотно приросшим к субстрату краем) и формой пикнидий, которые развиваются в апотециоподобных структурах — спородохиях, кремового или светло-охристого цвета (по Coppins, 1992). Конидии *Micarea anterior* и *M. prasina* в отличие от *M. adnata* имеют гантелевидную форму с серединной перетяжкой. От *M. prasina* также отличается отсутствием лишайниковых веществ.

Благодарности

Авторы искренне признательны администрации Байкальского биосферного заповедника за поддержку исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Определитель лишайников России. СПб., 1998. Вып. 7. 166 с.
Пыстина Т. Н. Систематический список лишайников равнинной части Республики Коми (подзоны южной и средней тайги) // Нов. сист. низш. раст. СПб., 2001. Т. 34. С. 76—184.
Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск, 1976. 318 с.
Урбанавичюс Г. П. Неморальные реликты в лихенофлоре Байкальского заповедника // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 89—99.
Coppins B. J. A taxonomic study of the lichen genus *Micarea* in Europe // Bull. British Mus. Nat. History, Bot. Ser., 11, 2. 1983. P. 17—214.
Coppins B. J. Micarea Fr. // The lichen flora of Great Britain and Ireland. London, 1992. P. 371—384.
Wirth V. Die Flechten Baden-Württembergs. Stuttgart, 1995. Teil 1—2. 1006 p.

SUMMARY

Description, ecology and geographical distribution of *Micarea adnata* Coppins, a new to Siberia and Asia lichen species is given. The species was found in the southern Baykal region.

УДК 582.29(571.55) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 3

© Т. В. Макрый

PLACOLECIS OPACA (*CATILLARIACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ РОД И ВИД ЛИШАЙНИКА ИЗ ДАУРИИ (ЮГО-ВОСТОЧНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

T. V. MAKRYI. *PLACOLECIS OPACA* (*CATILLARIACEAE*), A NEW TO RUSSIA LICHEN GENUS AND SPECIES FROM DAURIA (CHITA REGION)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Поступила 09.08.2001

Приводится местонахожение нового для лихенофлоры России лишайника — представителя монотипного рода — *Placolecis opaca* (Fr.) Haf., который выявлен в степном экотопе в Юго-Восточном Забайкалье. Обсуждаются некоторые вопросы генезиса флоры и формирования ареалов видов.
Ключевые слова: лишайник, *Placolecis opaca*, Юго-Восточное Забайкалье, дизъюнктный ареал.

Степная флора Байкальской Сибири богата редкими и интересными в географическом отношении лишайниками (Макрый, 1987, 1992; Makryi, 1999, 2000). Среди них много видов, характерных исключительно для лихенофлоры Центральной Азии, — это *Sarcogyne picea* H. Magn., *Acarospora gobiensis* H. Magn., *Lecanora baicalensis* Zahlbr., *Peltula zabolotnoji* (Elenk.) Golubk. и др., а также видов, харак-

терных для Средиземноморья, но неизвестных пока в Центральной Азии — в числе последних *Catillaria detractula* (Nyl.) H. Olivier, *Heppia solorinoides* (Nyl.) Nyl., *H. adriatica* Zahlbr. Все эти и многие другие редкие лишайники — *Clauzadea metzleri* (Körber) D. Hawksw., *Solorinella asteriscus* Anzi, *Lecanora demissa* (Flotow) Zahlbr. — достаточно обычны в степных экотопах Маломорского побережья Байкала, а некоторые и в степях Забайкалья, где состав флоры наиболее близок к составу флоры монгольских степей.

На этом фоне тем более впечатляет находка в Юго-Восточном Забайкалье такого редкого лишайника, как *Placolecis opaca* (Fr.) Haf. (Makryi, 2000).

Placolecis opaca [syn. *Lecidea opaca* Dufour in Fr., *Psora opaca* (Fr.) Massal., *Astroplaca opaca* (Fr.) Bagl., *Biatora opaca* (Fr.) Jatta, *Astroplaca balanina* (Fr.) Anzi, *Placolecis balanina* (Fr.) Trevisan] — один из интереснейших лишайников, представитель монотипного рода сем. *Catillariaceae*. Он характеризуется накипным слоевищем с отчетливо-лопастным краем, образует довольно правильные (на ранних этапах развития) розетки 1—3 см в диам., имеет хорошо развитый коричневый коровой слой и окрашенную ярко-оранжевую сердцевину.

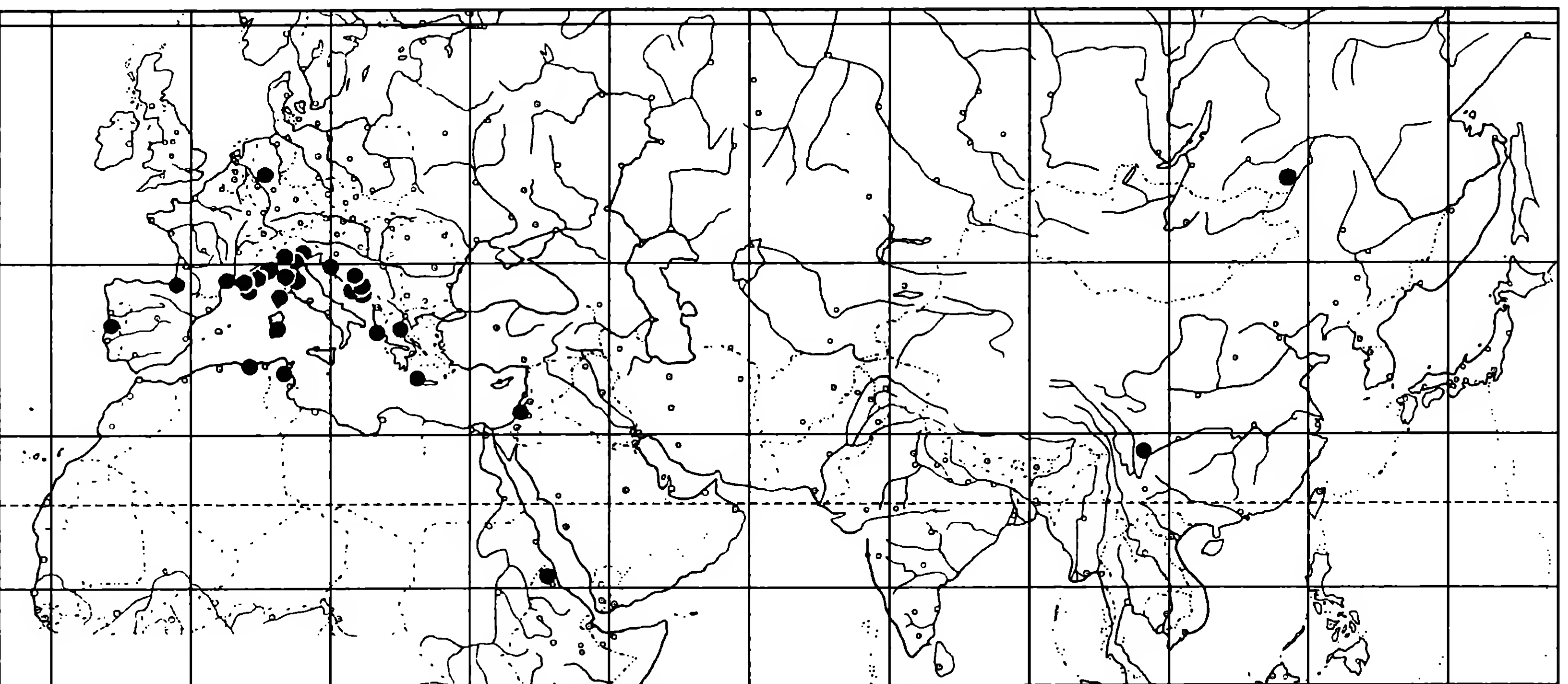
Данный лишайник традиционно считается средиземноморским видом, поскольку основные известные местонахождения его сосредоточены на средиземноморском побережье Европы (Италия, Португалия, Франция, Греция, Югославия), Северной Африки (Тунис, Алжир) и Азии (Израиль). Однако изолированные местонахождения лишайника известны из Центральной Европы, Макаронезии, Северо-Восточной Африки (Эфиопия), а также из Китая — единственная значительно удаленная точка в провинции Сычуань (Sichuan) (Окснер, 1968; Hertel, 1977; Breuss, 1988; Roux, 1991; Nimis, 1993).

В Забайкалье лишайник собран автором 1 VII 1985 г. в Читинской обл. в районе Нерчинского Завода на южном склоне в степи близ границы с березовым лесом, на большом камне кристаллического кальцита. В одном сообществе вместе с *Placolecis opaca* на камне обитали *Psora testacea* (Hoffm.) Ach., *Lichinella nigritella* (Lettau) Moreno et Egea, *Toninia olivaceoatra* H. Magn., *Caloplaca conglomerata* (Bagl.) Jatta, *Xanthoria elegans* (Link) Th. Fr., *Aspicilia maculata* H. Magn., *Placynthium nigrum* (Huds.) Gray, *Psorotichia taurica* (Nyl.) Vain., *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd, виды *Peltula*, *Acarospora*, *Verrucaria*, *Phaeophiscia*. В этом же степном экотопе, но на почве собран еще один редкий средиземноморский (точнее средиземноморско-забайкальский лишайник *Heppia solorinoides* (*H. reticulata*) (Макрый, 1990, 1992).

Сибирское местонахождение *Placolecis opaca* (51° с. ш., 119° в. д.) лежит значительно восточнее и севернее (см. рисунок) южнокитайского в Сычуане (28° с. ш., 103° в. д.). Вероятно, оно показывает истинную северную границу распространения лишайника в Азии, поскольку совпадает с северной границей распространения степной растительности в Забайкалье. По ботанико-географическому районированию Г. А. Пешковой (1972), Нерчинско-Заводский район относится к Евразиатской степной области — Восточно-Азиатской подобласти, Маньчжурско-Даурской лесостепной провинции, Прихинганскому лесостепному округу. Это самый северный район Маньчжурско-Даурской лесостепной провинции.

Юго-Восточное Забайкалье — единственный в Байкальской Сибири район зонального распространения степей (Лавренко, 1962). Все другие степные острова Предбайкалья и Забайкалья принадлежат к Евразиатской хвойнолесной области (Пешкова, 1972). Несомненно, высокие показатели солярного и теплового режимов этого региона весьма благоприятны для сохранения и нормального развития здесь многих редких теплолюбивых видов как цветковых растений (Пешкова, 1968), так и мхов (Бардунов, 1966) и лишайников.

По-видимому, некоторые виды лишайников, в том числе и *P. opaca*, находятся в Юго-Восточном Забайкалье на изолированном участке ареала, оторванном от основного средиземноморского почти на 10 тыс. км. Такие значительные дизъюнкции в распространении лишайника указывают на древность вида, возраст которого, вероятно, может быть датирован меловым (?) периодом. По крайней мере, в пользу



Карта распространения лишайника *Placolecis opaca* (Fr.) Haf. (по: Hertel, 1977, с дополнением автора).

древности лишайника говорит монотипность рода. С другой стороны, такой рисунок ареала, возможно, является всего лишь результатом слабой изученности распространения вида в Азии. Если предположить, что лишайник встречается в западных предгорьях Большого Хингана и в других горных субаридных районах Китая, тогда азиатский участок его ареала может оказаться значительно больше европейского, что также не противоречит тому, что данный вид является древним элементом флоры. Так или иначе, но находки «средиземноморских» и других «узкоевропейских» лишайников в Байкальской Сибири все больше подтверждают существовавшее некогда единство Евразиатской ксерофильно-термофильной флоры.

По-видимому, лишайников с узкими ареалами в материковых флорах вне тропиков значительно меньше, чем это сейчас представляется в силу высокой изученности лихенофлоры Европы и слабой изученности лихенофлоры Азии. Вероятно также, что участки разорванных ареалов многих «узкосредиземноморских» (в современном представлении) видов следует искать в степных и лесостепных районах Сибири и в горах Китая, а возможно, и Монголии. Следует признать и то, что ареалы многих «эндемичных» лишайников охватывают довольно крупные регионы равные двум-трем флористическим областям, или хотя бы выходят за границы одной области.

P. opaca — облигатный кальцефильный лишайник. В Южной Европе его местообитания связаны главным образом с предгорными и низкогорными территориями, в Забайкалье лишайник собран на высоте примерно 500 м над ур. м. в степи вблизи границы с березовым лесом, а в Сычуани на высоте 2325 м над ур. м. в «сухом горном субтропическом» лесу, что, по всей видимости, соответствует поясу лесостепи в более северных широтах. Т. е. во всех местонахождениях лишайник обитает примерно в одинаковых аридно-семиаридных условиях.

Вероятно, многие виды лишайников были когда-то — в меловом и третичном периодах — широко распространены в горных районах на побережье Тетиса. Но затем, в течение третичного и четвертичного периодов, по мере высыхания Тетиса, альпийского орогенеза, а также аридизации климата Передней и Центральной Азии, с одной стороны, и, напротив, похолодания климата на территориях, лежащих к северу, и наступления оттуда тайги, а временами тундры, с другой, экологические условия настолько изменились, что лишайники стали выпадать из формирующихся на этих территориях новых флористических комплексов. Обширные когда-то ареалы видов сильно сократились, у многих лишайников образовались значительные дизъюнкции в распространении. Ярким примером этому могут служить ареалы *Placolecis opaca*, *Heppia solorinoides*, *H. adriatica*, *Solorinella asteriscus* и других лишайников.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Prof. P. L. Nimis за помощь в определении лишайника и предоставленную возможность поработать в Лихенологическом гербарии Университета Триеста (Италия).

Работа выполнена при поддержке гранта INTAS № 97-30778.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бардунов Л. В. Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении (восточно-азиатские и восточноазиатско-североамериканские виды мхов у западной границы ареала) // Изв. СО АН СССР. 1966. Сер. биол. наук. Вып. 2. № 8. С. 84—89.

Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки // Комаровские чтения. 15. М.; Л., 1962. 169 с.

Макрый Т. В. Находки трех новых для СССР и одного редкого лишайников рода *Peltula* в Байкальской Сибири // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 972—974.

Макрый Т. В. Лишайники // Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск, 1990. С. 34—49.

Макрый Т. В. Новые для флоры России лишайники из Байкальской Сибири // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 103—107.

Окснер А. М. Флора лишайників України. Київ, 1968. Т. 2. Вып. 1. 500 с.
Пешкова Г. А. Находка *Onoclea sensibilis* L. и *Euonimus sacrosancta* Koidz. в Даурии // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 93—94.
Пешкова Г. А. Степная флора Байкальской Сибири. М., 1972. 207 с.
Breuss O. Beitrag zur Flechtenflora Mallorcas. Linzer biol. Beitr., 1988. Bd 20. L. 1. S. 203—215.
Hertel H. Gasteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lichenes*) aus Zentral-Ost- und Südasien // Khumbu-Himal. 1977. Bd 6. L. 3. S. 145—378.
Makryi T. Lichens from Baikal Region (Siberia) new to Russia // Cryptogamye, Mycol. 1999. Vol. 20. N 4. P. 329—334.
Makryi T. Steppe lichen flora of Baikalian Siberia // Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Book of abstracts. The Fourth IAL Symposium. Barselona, 2000. P. 79.
Nimis P. L. The Lichens of Italy. An annotated catalogue. Torino, 1993. 897 p.
Roux C. Phytogéographie des lichens saxicoles-calcicoles d'Europe méditerranéenne // Botanika Chronika. 1991. Vol. 10. P. 163—178.

SUMMARY

The locality of *Placolecis opaca* (Fr.) Haf., a new to Russia lichen species (monotypic genus) is reported from the south-eastern Transbaikal region, from steppe ecotope. Some questions of the flora genesis and evolution of species geographical ranges are discussed.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© Л. М. Лукьянова

САМЫЙ СЕВЕРНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД В РОССИИ
(к 70-летию Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского научного центра РАН) [1]

L. M. LUKYANOVA. THE NORTHERNMOST BOTANICAL GARDEN IN RUSSIA (TO THE 70TH ANNIVERSARY OF POLAR-ALPINE BOTANICAL GARDEN-INSTITUTE, KOLA SCIENTIFIC CENTRE OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES)

Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Кировск-6, Мурманской области
E-mail: flora@aprec.ru
Поступила 13.11.2001
Окончательный вариант получен 15.01.2002

Представлен очерк истории ботанических исследований на Кольском п-ове начиная с XVII в. и до создания полярного ботанического сада в Хибинах. Уникальность проекта, представленного Н. А. Аврориным в августе 1931 г., состоит в его современности, так как все основные цели и задачи, сформулированные 70 лет назад, актуальны и сегодня. Показана деятельность Сада в первое предвоенное десятилетие. в годы Великой отечественной войны, восстановление и развитие в тяжелые послевоенные годы. Приведены краткие жизнеописания руководителей Сада: Н. А. Аврорина, Р. Н. Шлякова, Т. А. Козупеевой и Г. Н. Андреева. Рассказано об основных направлениях исследований, о лабораториях и вспомогательных подразделениях, а главное о людях, которые все эти 70 лет строили и развивали институт.

Ключевые слова: история исследований. интродукция, Полярно-альпийский ботанический сад-институт.

История ботанических исследований на Кольском п-ове началась почти 400 лет тому назад (в 1617 г.), когда английский ботаник-садовод, садовник герцога Букингемского Джон Традескант путешествовал по русской Лапландии (район Северной Двины и побережье Мурмана). Здесь он сделал первые сборы растений, которые хранятся в Музее естественной истории в Лондоне. Затем, уже в конце XVIII в. начались регулярные экспедиции русских, финских и шведских ботаников, а также геологов, минералогов (их именами названы многие объекты в Хибинских горах: ущелье Рамзая, перевал Петрелиуса). В первой половине XIX в. Мурман обследовали известные ботаники Российской Академии наук: Александр Федорович Миддендорф (1815—1894) — натуралист, зоолог, путешественник по Северу и Сибири; Франц Иванович Рупрехт (1814—1870) — систематик растений, ботанико-географ; в конце века флору и растительность изучали геолог Н. В. Кудрявцев, ботаник В. Ф. Бротерус, геолог А. О. Чильман и др. В начале XX в. исследования продолжил крупнейший ботаник, систематик, эколог Александр Александрович Еленкин (1873-1942), который составил список мхов и лишайников окрестностей Мурманской биостанции.

[1] Для написания этой статьи автор использовал документы и фотоматериалы Историко-краеведческого музея г. Кировска, филиала Государственного архива Мурманской обл. в г. Кировске. Международного центра науки. культуры и образования (г. Апатиты) и в первую очередь огромный запас документов и фотографий архива и библиотечного фонда Полярно-альпийского ботанического сада. сотрудникам которых приносит глубокую благодарность за помощь и консультации. Использованы также статья Н. А. Аврорина с соавт. «Ботанические исследования в Мурманской области» (Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР. 1957. № 1) и справочник «Полярно-альпийский ботанический сад» (Л., 1984. 87 с.; отв. ред. Т. А. Козупеева).

В ботанических центрах Москвы, Петербурга, Хельсинки накоплены значительные гербарные коллекции из разных районов Кольского п-ова.

Однако планомерное исследование полуострова началось только в 1920-е годы, после освобождения от иностранных интервентов. Наиболее крупными были работы Кольского почвенно-ботанического отряда Северной научно-промысловой экспедиции (1920 г.) и Колонизационного отряда правления Мурманской железной дороги (1923—1926 и 1927—1928 гг.). Эти экспедиции связаны с именем Владимира Николаевича Сукачева (1880—1967), академика АН СССР, ботаника-лесоведа. В 1920 г. он возглавил почвенно-ботанический отряд и еще в 1921 г. указал, что лучшим местом для создания стационара могут стать Хибинские горы. Его соратником и создателем первой на Мурмане агрономической станции (впоследствии ставшей ПОСВИРом) был почвовед-географ Николай Иванович Прохоров. Вместе с ними в экспедиции участвовала Ольга Иакинфовна Кузенева (1887—1978), ставшая женой Прохорова и через много лет вернувшаяся в Хибины уже сотрудником Полярно-альпийского ботанического сада. В составе этой экспедиции на Кольском п-ове дважды побывал первый выборный президент Российской Академии наук Александр Петрович Карпинский. В отряде работал также ботаник-географ Дмитрий Иванович Литвинов (1854—1929), составивший первый список заносных растений региона. Тогда же в Хибинах в районе р. Пиренга по линии Зашеек—Апатиты проводил изыскания отряд, в котором работал Юрий Дмитриевич Цинзерлинг (1894—1939) — геоботаник, флорист, картограф. В 1930 г. он совместно с Германом Михайловичем Крепсом (1896—1943), впоследствии организатором Лапландского заповедника, составил геоботаническую карту северной половины Кольского п-ова.

В 1930 г. в Комплексную экспедицию АН СССР, которой руководил акад. Александр Евгеньевич Ферсман, был включен ботанический отряд, начальником которого был ученый-ботаник, специалист по цветковым растениям, профессор Сергей Сергеевич Ганешин (1879—1930). 30 августа того же года он трагически погиб, заблудившись в горах в тумане. Флористические и геоботанические исследования были продолжены молодыми сотрудниками этого отряда: геоботаником Н. А. Аврориным и коллектором Ю. П. Юдиным. В Хибинах уже начал расти молодой г. Хибиногорск, добывали первые тонны апатита на Кировском руднике, начала работать Первая апатито-нефелиновая обогатительная фабрика. Как обычно, стройка привела к вырубке леса вокруг, первые деревянные дома стояли в окружении суровых гор. Но человек не может жить без уюта, без красоты... И именно эти первые скромные запросы привели Н. А. Аврорина и его друзей к подвигу. Именно к подвигу, с чем многие из тех, кто жил тогда в городе, согласятся. Для озеленения оказалось недостаточно аборигенных, местных растений, было необходимо обогатить ассортимент полезными и красивоцветущими растениями из более южных зон Земли. Естественно, что молодыми учеными руководил интерес к науке, к исследованию тех процессов, которые происходят в растениях при их переселении в новые условия существования.

Летом 1931 г. Н. А. Аврорин представил руководству Кольской базы АН СССР и Исполкому г. Хибиногорска проект создания Полярного сада. Этот Проект уникален. Он и сегодня современен, хотя прошло 70 лет. Определены цели и задачи, которые по-прежнему стоят перед коллективом Сада: изучение растительности и почв, интродукция в северный край новых видов и сортов растений, озеленение городов и поселков, создание ассортимента растений для озеленения и комнатного цветоводства и многое другое. В то время (еще с 1922 г.) уже работал ПОСВИР, где И. Г. Эйхфельд и его сотрудники отобрали из мировой коллекции и в дальнейшем создали вновь много сортов сельскохозяйственных растений для выращивания в Мурманской обл. Но нельзя было ограничиваться только этим — число видов растений природной флоры гораздо больше, чем культурных видов и сортов. Для внедрения же иноземных растений требовались стационарные исследования и экспедиции.

Создание первого в мире ботанического сада за Полярным кругом было горячо поддержано как руководством АН СССР, так и местными властями. Были изданы соответствующие постановления, отведен земельный надел. Сначала это был неболь-



Рис. 1. Памятный знак, установленный в 1981 г. к 50-летию института, у входа в Полярно-альпийский ботанический сад.

шой участок вблизи горной станции «Тиэтта» на берегу оз. Малый Вудъявр, но очень скоро этого стало мало и тогда появился собственно Полярно-альпийский ботанический сад — это более 300 га нетронутого леса на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр, где он и существует вот уже 70 лет. Сад расположен в 120 км севернее полярного круга, его координаты — 67°38′ с. ш. и 33°37′ в. д. Днем рождения Сада считается 26 августа 1931 г., когда на горной станции «Тиэтта» под председательством А. Е. Ферсмана состоялось совещание начальников исследовательских партий, работавших в Хибинах, которое подтвердило необходимость его создания (рис. 1). Сотрудников Сада было очень мало, всего несколько человек, энтузиастов.

Первые ящики с растениями были привезены весной 1932 г. из Ботанического сада в Ленинграде, отсюда все и стало развиваться — первые всходы, первое цветение растений, первые посетители, первые экскурсии. Первая большая экспедиция молодого Сада была организована на Алтай в 1934 г., оттуда М. Х. Качурин привез и переслал посылками огромное количество живых растений и семян, которые и положили начало нынешней богатейшей коллекции. В 1936 г. А. А. Коровкин сделал прекрасные сборы растений в Восточных Саянах. В 1937 г. Н. А. Аврорин побывал на Восточном Памире и на Кавказе — новые сборы, растения, семена, гербарий. А в Саду делали первые посадки, закладывали питомники, оборудовали экскурсионную тропу на верхнюю часть горы — это чудо, к сожалению, плохо сохранилось, но выложенная вручную камнями тропа до сих пор жива и по ней ходят на опытные площадки сотрудники и экскурсанты. А. А. Коровкиным в 1936 г. был создан и опубликован издательством АН СССР «Гербарий тундры» — прекрасное учебное



Рис. 2. Лабораторный корпус — дом, построенный в 1939 г.

пособие. Были построены: первая теплица, первый жилой дом, 2 лабораторных корпуса (в 1936 и 1939 гг.), они функционируют и сегодня (рис. 2). Но... пришел черный 1941 г.

Приказом по Кольской базе АН СССР от 13 августа 1941 г. все учреждения были эвакуированы в г. Сыктывкар (Коми АССР). Но питомники и теплицы эвакуировать нельзя. И в прифронтовом городе остался только Полярно-альпийский ботанический сад с небольшим штатом в несколько человек, задачей которого было сохранение коллекций, помощь городу и фронту, поиск и разработка способов использования растений (как местных, дикорастущих, так и интродуцированных) в качестве источников витаминов, сахаров, пищевых добавок. Считаем своим долгом назвать всех поименно: директор Сада Николай Александрович Аврорин, его жена и помощник Людмила Яковлевна Аврорина, Лариса Ивановна Боброва-Качурина, Борис Александрович Мишкин и его мать Анна Яковлевна Мишкина, Антонина Антоновна Васильева (Исупова), Нина Федоровна Синицина (Шарова), Михаил Яковлевич Мирошкин. Сотрудниками Сада вместе с прикомандированным из Москвы и Сыктывкара профессором Андреем Львовичем Курсановым и пришедшим в штат Сада в 1943 г. Николаем Николаевичем Дьячковым — была создана лабораторная, а затем и полупромышленная установка для получения сахарной патоки из лишайников. Варили ее в довольно больших количествах и передавали для населения и бойцов, находящихся на лечении в госпиталях. К сожалению, мы не смогли найти в архивах документов, указывающих на расположение этого мини-завода (сохранилось лишь несколько фотографий и схема в научных отчетах), но известно, что работу вели на базе комбината «Апатит». Известно также, что по схемам сотрудников Сада проектировали этот завод инженеры С. Кельманзон и И. Сороко, а работник ОРСа Т. Б. Коробейникова была его начальником. Знаем и о том, что использование витаминных препаратов из растений для лечения больных и раненых бойцов проводили врачи А. М. Бересневич и С. Л. Шапиро. Увы..., живых свидетелей этой героической работы мы не нашли. А растения на питомниках требовали ухода, в теплицах нужно было поддерживать тепло и освещение, чтобы не погибли «южные гости». Несмотря на трудности военного времени, бомбежки, недостаток снабжения топливом и продуктами, маленький коллектив работал не покладая рук: заготавливали листья и ягоды для витаминных препаратов, делали хвойные настои, писали рекомендации по использованию и применению лекарственного и витаминного сырья. Есть даже документ о том, что комбинат «Апатит» получал в Саду растения для украшения рабочей столовой. За работу в годы войны Н. А. Аврорин был награжден орденом «Красная звезда», медалями «За доблестный труд» и «За оборону Заполярья». Военные награды получили садовник А. А. Васильева (Исупова), которая пришла на работу в Сад девочкой еще в начале 1941 г., и Н. Ф. Синицина (Шарова),

тоже лаборант с довоенной поры. Обе они работали в Саду еще много лет. Медали за труд во время войны заслужила научный сотрудник Л. И. Боброва-Качурина и другие сотрудники Сада.

Первый послевоенный год Сад встретил с тем же небольшим штатом — всего 10 человек. Поездка Н. А. Аврорина в Москву увенчалась успехом — по ходатайству депутата Верховного Совета СССР А. Н. Косыгина Совет Министров распоряжением от 3 мая 1946 г. выделил Академии наук целевым назначением для Полярно-альпийского ботанического сада дополнительно 20 штатных единиц и 300 тыс. рублей на научные работы. В жизни коллектива стали происходить перемены к лучшему: были восстановлены группы флористов и биохимиков, появилась возможность принять на работу специалиста по защите растений от вредителей и болезней, агронома для изучения и внедрения новых кормовых растений, сотрудника по озеленению и др. В научный коллектив влились новые силы — это и уже сложившиеся ученые — О. И. Кузенева, Е. Г. Чернов, Р. Н. Шляков, и молодые специалисты, только что закончившие университет, — Т. Г. Тамберг, В. К. Неофитова, Е. В. Шлякова. Начался мирный, упорный труд по решению широкого круга вопросов — от сугубо теоретических до прямо связанных с практикой сельского хозяйства. 27 мая того же 1946 г. в «Положении о Полярно-альпийском ботаническом саде», подписанном вице-президентом АН СССР акад. В. П. Волгиным, утверждено, что Сад «входит в состав Кольской базы АН СССР на правах научного учреждения с самостоятельным балансом». В задачи Сада включено изучение растительного мира Крайнего Севера и высокогорных районов и обогащение его путем переселения растений из других географических районов мира, участие в культурном и хозяйственном строительстве Советского Крайнего Севера. В 1946—1947 гг. планировали расширение материальной базы Сада, была произведена топографическая съемка территории в масштабе 1 : 5000, составлен эскизный проект генерального плана строительства. К сожалению, этот план не был осуществлен. Такие же проекты представлялись Садом еще и в 1953, и в 1966, и в 1985 гг., но по разным причинам остались лишь проектами. В конце 1950-х годов в коллективе Сада появились новые сотрудники — выпускники ленинградских и московских университетов и учебных заведений других городов страны: Т. А. Козупеева, Г. Н. Андреев, В. Н. Переверзев, Б. Н. Головкин, Ж. Ф. Онохина, К. Н. Манаков. Все они много лет работали (а некоторые еще работают) в Саду и внесли значительный вклад в развитие института и ботаническую науку.

В 1967 г. в связи с высокой оценкой значимости проводимых научных исследований по интродукции и акклиматизации растений постановлением Президиума АН СССР и Коллегии Госкомитета Совета Министров СССР по науке и технике Полярно-альпийскому ботаническому саду был присвоен статус института в составе Кольского филиала АН СССР. Сад занимает особое место в системе ботанических садов мира как самое северное учреждение подобного рода и до недавнего времени единственное за Полярным кругом. Только несколько лет назад был организован небольшой ботанический сад в г. Тромсе в Норвегии, который расположен немного севернее.

Значение Сада как важного центра ботанической науки было подчеркнуто на состоявшемся в 1975 г. в Ленинграде XII Международном ботаническом конгрессе, когда его участники в течение нескольких дней знакомились с коллекциями Сада, питомниками и природой Кольского п-ова. В 1970-е годы Сад стал комплексным научным учреждением с коллективом высококвалифицированных специалистов разных профилей — флористов, геоботаников, интродукторов, дендрологов, физиологов, почвоведов, микробиологов, энтомологов. Основные подразделения Сада в этот период возглавляли: лабораторию интродукции растений — Б. Н. Головкин, флоры и растительности — М. Л. Раменская, декоративного садоводства и озеленения — Т. А. Козупеева, почвоведения и микробиологии — В. Н. Переверзев, физиологии растений — П. М. Жибоедов. В коллектив Сада вошли молодые сотрудники: В. К. Жиров, А. В. Кузьмин, М. Н. Костоломов, Г. А. Зуева, Л. Л. Вирачева и др. Большинство из них и сегодня работают и возглавляют исследования по разным

разделам науки. В 1981 г. за заслуги в развитии ботанической науки, практический вклад в охрану и обогащение растительных ресурсов Заполярья и в связи с 50-летием со дня основания Сад был награжден орденом «Знак Почета».

В 1991 г. Полярно-альпийскому ботаническому саду-институту исполнилось 60 лет. Юбилейные торжества были проведены в актовом зале и на берегу оз. Малый Вудъявр — там, где в 1930—1931 гг. начиналась история Сада. На территории, где находилась горная станция АН СССР «Тиэтта», на сохранившихся развалинах были созданы экспозиции из саженцев деревьев, кустарников и травянистых многолетников, которые с энтузиазмом высаживали приехавшие на юбилей ветераны вместе с нынешними сотрудниками. На этом месте установлена каменная стела в память об ученых-исследователях Хибин. В числе гостей было много работавших раньше в Хибинах: Н. И. Орлова, Т. Г. Тамберг, Р. Н. Шляков, А. В. Домбровская, Б. Н. Головкин, Р. А. Жукова, И. В. Жуйкова, Э. А. Головко, А. А. Исупова, И. П. Бреслина, внучка одного из первых цветоводов Сада — К. А. Калнин.

Необходимо хотя бы кратко сказать о тех, кто в разные годы руководил Полярно-альпийским ботаническим садом, потому что каждый из них внес свой вклад в развитие института и с каждым связана часть его истории (рис. 3).

Николай Александрович Аврорин (1906—1991). Руководил Садом с 1931 по 1960 г. Родился в семье учителя в г. Тамбове. В 1931 г. окончил географический факультет Ленинградского государственного ун-та (ЛГУ), сразу попал в экспедицию и на много лет связал судьбу свою и своей семьи с Хибинами. Здесь выросли его дети, они учились в школе в г. Кировске. Ирина Николаевна окончила школу с золотой медалью, сейчас живет в Санкт-Петербурге. Евгений Николаевич, ныне академик РАН по отделению общей физики и астрономии, живет с семьей в Челябинске.

Н. А. Аврорин уже к концу 1936 г. пришел к выводу о недостаточности существующих в то время теоретических положений в области интродукции растений, в частности теории климатических аналогов. На основе анализа результатов интродукционного эксперимента в Хибинских горах он в 1939—1940 гг. сформулировал эколого-географическую и эколого-морфологическую закономерности переселения растений и обосновывал метод интродукции филогенетическими комплексами. Итогом этих работ была его книга «Переселение растений на Полярный Север», опубликованная в 1956 г. В 1960 г. Николай Александрович Аврорин завершил работу в Саду и переехал в Ленинград, где много лет руководил Отделом Ботанический сад Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР. Но до своей кончины он никогда не порывал связи с Хибинами, консультировал сотрудников, руководил аспирантами и неоднократно приезжал в Кировск на совещания и юбилеи.

Роман Николаевич Шляков (1912—1999). Руководил Садом с 1960 по 1962 г. Он родился в г. Гатчина в семье учителя. Поступил в 1929 г. в ЛГУ, по окончании которого в 1933 г. получил специальность геоботаника. С началом войны был призван в армию и после военного училища с июля 1942 г. до окончания войны участвовал в боях командиром взвода зенитно-пулеметной роты на Волховском и Ленинградском фронтах. Награжден боевыми орденами «Отечественной войны» II степени и «Красная звезда» и медалями. После демобилизации (только в 1947 г.) поступил в аспирантуру БИН АН СССР в Ленинграде и в 1950 г. защитил кандидатскую диссертацию по теме «Флора лиственных мхов Хибинского горного массива». С тех пор и до кончины вся его жизнь была связана с Полярно-альпийским ботаническим садом, где он начинал младшим научным сотрудником, затем с мая 1951 г. стал ученым секретарем, а с августа 1960 г. по июль 1962 г. — директором. Административная должность была ему не по душе, и в 1962 г. он окончательно ушел на научную работу. Жизнь Романа Николаевича — сплошной трудовой подвиг: более 50 лет научной деятельности, связанной с изучением флоры и растительности Крайнего Севера. В 1974 г. ему присуждена ученая степень доктора биологических наук. К этому времени он уже один из крупнейших специалистов по систематике цветковых растений и мохообразных. Значителен его вклад в создание областной и союзных «Красных книг», ряда справочных руководств по флоре европейской части СССР и Арктики. За разностороннюю научную и общественную работу Р. Н. Шляков награжден орденом «Дружбы народов». После ухода на заслуженный отдых Роман Николаевич продолжал публиковать результаты исследований, консультировал сотрудников и руководил аспирантами Сада.

В июле 1962 г. руководство Садом приняла **Татьяна Алексеевна Козупеева** (родилась в 1921 г.). Руководила Садом с 1962 по 1986 г. Коренная ленинградка, она окончила в 1939 г. среднюю школу, продолжению образования помешала война. В годы блокады работала на оборонном строительстве, затем на заводе, потеряла родителей. В 1945 г. поступила и в 1952 г. с отличием завершила учебу в Ленинградской Лесотехнической академии, была принята в аспирантуру и получила ученую степень кандидата сельскохозяйственных наук. В 1953 г. была зачислена в Полярно-альпийский ботанический сад, где работала до 1986 г. Татьяна Алексеевна имеет ряд правительственных наград за труд в военные блокадные годы, а за работу в Саду — орден «Знак Почета». В 1996 г. ей было присвоено звание «Почетный гражданин города Апатиты». Сейчас она живет вместе с сыном в Санкт-Петербурге.

Геннадий Николаевич Андреев (1931—1998). Руководил Садом с 1986 по 1998 г. Родился в Псковской обл. Война несколько задержала окончание школы, поэтому только в 1956 г. он с отличием окончил биологический факультет ЛГУ. Еще студентом попал на практику в Хибины и на всю оставшуюся



Рис. 3. Руководители Полярно-альпийского сада-института.

Подписи под портретами: *1* — Н. А. Аврорин, *2* — Р. Н. Шляков, *3* — Т. А. Козупеева, *4* — Г. Н. Андреев, *5* — В. К. Жиров.

жизнь прикипел к этому суровому краю. Здесь в саду много лет заведовала библиотекой его жена Вера Рудольфовна, выросли дети. За годы работы в Саду Геннадий Николаевич прошел большой путь — лаборант, младший научный сотрудник, ученый секретарь, заместитель директора по научной работе, директор. В декабре 1972 г. стал кандидатом биологических наук. В 1980—1986 гг. — депутат Кировского Горсовета по вопросам охраны природы, в 1980 г. был награжден орденом «Трудового Красного Знамени», в 1986 г. ему присвоено звание «Почетный член Всероссийского общества охраны природы». Безвременная кончина в январе 1998 г. вырвала его из наших рядов, но сотрудники хранят добрую память об этом прекрасном ученом и человеке.

Ныне Садом руководит доктор биологических наук **Владимир Константинович Жиров.**

Очень коротко расскажем об основных лабораториях и отделах Полярно-альпийского сада-института. Исследования флоры и растительности Хибинских гор и Мурманской обл. были начаты сразу после образования Сада. Однако как административная единица лаборатория была оформлена много позже. Работами по изучению растительности с 1939 по 1941 г. руководил Николай Евгеньевич Кабанов. При его непосредственном участии здесь были проведены флористические исследования восточной части Хибинских и западной части Ловозерских гор, впоследствии использованные при составлении определителя растений Мурманской обл. Затем некоторое время флористические исследования были заботой Ларисы Ивановны Бобровой-Качуриной. В 1953 г. была издана «Флора Хибинских гор», написанная Б. А. Мишкиным, безвременно скончавшимся еще в 1950 г. Эта книга — итог довоенных

флористических исследований и как бы предисловие к флоре всей области. Работа по составлению фундаментальной «Флоры Мурманской области» началась с 1946 г. Вышедшая в 5 томах (1953—1966 гг.), она до сих пор остается основным справочным изданием для специалистов самых разных направлений ботанической науки. Прерванные войной экспедиции, в первую очередь геоботаническое обследование территории области и ее отдельных районов, были возобновлены. Итог этой большой работы — геоботаническая карта Кольского п-ова, составленная Е. Г. Черновым, которая вошла в общую геоботаническую карту Советского Союза. В середине 1960-х годов начала работать в Саду М. Л. Раменская. Ее труд «Анализ флоры Мурманской области и Карелии», изданный в 1983 г., стал справочным изданием для всех, интересующихся растительностью Севера. В 1966 г. она защитила докторскую диссертацию. Ею же проведена проверка возможности применения биогеохимического метода для поиска рудных месторождений в условиях Мурманской обл. Вместе с В. Н. Андреевой составлен «Определитель растений Мурманской области и Карелии» (1982).

В 1963 г. с приходом в Сад Л. Н. Филипповой возобновились работы на «живом гербарии» — коллекционном питомнике местных растений, который был заложен еще в 1937—1939 гг. (рис. 4). Здесь в 1948—1950-х годах работали О. И. Кузенева, П. М. Медведев и др.; затем питомник был несколько запущен. Сейчас куратором «живого гербария» стала В. Н. Андреева, более 30 лет изучающая растения местной флоры.

Особое место в исследованиях Сада занимает охрана природы. Общеизвестно, что природа северных районов особенно легко подвергается разрушающему влиянию деятельности человека. Поэтому естественно, что сотрудники Полярно-альпийского ботанического сада включились в эту работу и стали авторами и соавторами многих мероприятий по охране природы, составлению региональных, государственных и международных «Красных книг» и изданий, посвященных охране как целых территорий, так и отдельных видов растений. Так, Г. Н. Андреев, М. Л. Раменская и Р. Н. Шляков приняли участие в создании «Красной книги дикорастущих видов флоры СССР, нуждающихся в охране» (1975). В 1977 г. вышел сборник статей «Охрана ботанических объектов на Крайнем Севере», где авторами была большая группа сотрудников Сада. Вышли в свет 2 издания книги «Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области» (1979 и 1990 гг.), также с участием большого коллектива авторов. Это лишь малая часть работы, а еще создание заказников и заповедников, просветительская деятельность, выращивание редких видов на питомниках Сада для их сохранения и многое, многое другое.

Важнейшей частью коллекций Сада является гербарий, в котором представлены сборы местных дикорастущих сосудистых растений, мохообразных, лишайников, а также сборы растений, собранных за пределами Мурманской обл. Гербарий Сада был основан в 1939 г. Н. А. Авроринным. Это региональный центр флористических исследований и документации растений на Кольском п-ове. В гербарии имеются дублеты старых сборов Ю. Д. Цинзерлинга, М. Х. Качурина, О. И. Семенова-Тян-Шанского, С. С. Ганешина и др. Всего на 2001 г. гербарий высших сосудистых растений (куратор А. А. Похилько, она же руководит **лабораторией сосудистых растений**) насчитывает более 70 тыс. листов — это представители 1060 видов, принадлежащих 237 родам из 81 семейства.

Темы по флорам мохообразных и лишайников появились в Саду в конце 1950—начале 1960-х годов. В дальнейшем эти исследования расширяются и занимают все более заметные позиции. И это не случайно: первые путешественники назвали Кольский п-ов «краем мхов и лишаев». По числу видов (около 650) мохообразные составляют более трети всех растений, а лишайников в Мурманской обл. зарегистрировано около 1000 видов. 1960 и 1970-е годы стали расцветом фундаментальных работ Р. Н. Шлякова и А. В. Домбровской по изучению мохообразных и лишайников — большое количество экспедиций по области и другим регионам страны позволили создать уникальный гербарий этих растений. Изданы монографии, значе-



Рис. 4. Коллекционный питомник травянистых интродуцированных растений (на фоне горы Вудъяврчорр).

ние которых высоко оценивается специалистами. Ученики Романа Николаевича и Анны Владимировны сегодня продолжают работать в Саду: это Н. А. Константинова — доктор биологических наук, заведующая **отделом флоры и растительности;** О. А. Белкина, А. Ю. Лихачев, Т. А. Дудорева, целый ряд молодых ученых.

С 1988 г. в тематику Сада включены **эколого-физиологические исследования горно-тундровых сообществ.** Эти исследования стали логическим продолжением работ по особенностям пигментной системы и CO_2-газообмена местных и интродуцированных растений Хибин (Л. М. Лукьянова, Т. Н. Локтева), защищены 3 диссертации (Т. Н. Локтева, Н. Ю. Политова, О. В. Кудрявцева), а в настоящее время комплексные исследования продолжены в **лаборатории биогеоценологии** (Г. И. Ушакова, Н. Ю. Шмакова, Н. Е. Королева, В. И. Егоров). Опубликованы 2 монографии — «Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики» (1986) и «Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин» (1996).

Сразу после образования Сада с весны 1932 г. были развернуты исследования по переселению растений из других регионов с целью обогащения растительных ресурсов Кольского п-ова и введению в культуру местных дикорастущих полезных растений. Растет коллекционный фонд интродуцированных растений на питомниках (в открытом грунте) и в оранжереях (рис. 4). Коллекция тропических и субтропических растений, насчитывающая несколько сотен видов и тысячи образцов декоративных, пищевых, лекарственных и других полезных растений, размещена в оранжереях в виде ботанико-географических экспозиций или систематических групп. На основе коллекции подобран и внедряется ассортимент декоративных растений для озеленения жилых и производственных помещений. Озеленительным хозяйствам области, предприятиям и любителям передается посевной и маточный материал для размножения и внедрения в зеленый наряд городов и поселков. Лабораторией **интродукции растений** руководили Н. А. Аврорин, Б. Н. Головкин, Т. А. Козупеева, Г. Н. Андреев, в настоящее время ее возглавляет Л. Л. Вирачева. Сейчас лаборатория входит в отдел интродукции и акклиматизации растений, которым руководит доктор биологических наук А. В. Кузьмин. Нельзя не упомянуть о семенной лаборатории, в которой



Рис. 5. Семенной питомник травянистых многолетников (на фоне горы Юкспор с горной выработкой рудника объединения «Апатит»).

концентрируются все сборы семян как местных, так и интродуцированных растений, составляются и рассылаются обменные каталоги семян (рис. 5). На сегодняшний день издан уже 51 каталог, а первый номер вышел в 1937 г., хотя первые списки семян для обмена Садом опубликованы еще в 1933 г. в каталоге БИН АН СССР (Ленинград). Двусторонний обмен каталогами ведется практически со всеми ботаническими учреждениями внутри страны и более чем с 50 зарубежными садами, а также с цветоводами-любителями. Вышли в свет монографические работы «Переселение растений на Полярный Север» (1964), «Интродукция травянистых растений в Субарктику» (1975), большое количество сборников статей.

На основе группы, входившей ранее в лабораторию интродукции и акклиматизации растений, в 1983 г. была создана **лаборатория дендрологии.** Однако работы по изучению древесных растений и введению в культуру инорайонных видов были начаты еще в 1930-х годах Л. И. Качуриной. Часть растений сохранилась и представлена на питомниках Сада в настоящее время. В последующие годы дендрологами Сада были созданы высоко декоративные экспозиции, такие как розарий, хвойный участок, северный сад. На участке, позднее получившем название «Экспериментальный» (в 1.5 км южнее г. Апатиты), проводится размножение декоративных и плодово-ягодных кустарников для работ по озеленению городов и поселков области и для реализации населению. Здесь же под руководством Л. А. Казакова, заведующего лабораторией интродукции древесных растений, создан дендрарий северных и высокогорных видов растений площадью около 10 га. В экспозиции представлены древесные и травянистые растения из разных ботанико-географических районов северного полушария. На территории дендропарка расположены обзорные площадки, каменистые горки и тропа экскурсионного маршрута. Дендрологическая коллекция Сада в силу географического расположения является уникальной, поскольку многие представленные в ней растения имеют здесь самую северную точку произрастания. Очень важная и большая работа проведена Садом в 1980—1990-х годах по искусственному лесовосстановлению подвижных песков Терского побережья Белого моря (с. Кузомень), где был организован стационар. Общая площадь закрепленных посадками сосны или ивы песков к 1998 г. составила более 45 га.

Почвенные исследования на Кольском п-ове имеют богатую историю. Они были начаты еще в 1930-е годы в пределах сначала Хибинского горного массива, а затем и юго-западной части Кольского п-ова. **Лаборатория почвоведения и почвенной микробиологии** была образована в 1968 г. Процессы обмена веществ и энергии в

системе растительность—почва, закономерности формирования биогеоценозов, состав и количество почвенных микроорганизмов, роль азота в земледелии области — вот тот далеко не полный круг вопросов, которые в течение многих лет решали сотрудники лаборатории (В. Н. Переверзев, В. Н. Никонов, К. Н. Манаков, Г. И. Ушакова, Е. Е. Кислых, М. Б. Ройзин, Г. А. Евдокимова, В. И. Егоров и др.). Были изучены география почв Мурманской обл. и пути повышения их плодородия, составлена почвенная карта, издана книга Н. П. Белова и А. В. Барановской «Почвы Мурманской области» (1969) и целый ряд монографий. Этот коллектив много лет возглавляет доктор биологических наук, проф. В. Н. Переверзев.

В 1936 г. в Саду была создана **группа физиологии растений** с целью исследования физиологических процессов местных и интродуцируемых растений. Под руководством Г. Э. Шульца физиологи изучали влияние длинного, полярного дня на развитие травянистых растений и некоторых древесных пород. Затем в течение нескольких лет на базе Сада вела исследования Кольская экспедиция БИН АН СССР. Опубликованные материалы посвящены экологии полярных растений. В послевоенные годы исследования были направлены на изучение особенностей минерального питания растений на холодных почвах, особенностей возделывания картофеля в Заполярье. Руководителем Биологического отдела стал проф. З. И. Журбицкий. Работу по изучению влияния полярного дня на картофель проводила С. М. Вартапетян. Исследования физиологов продолжили П. Д. Бухарин (витамины в дикорастущих видах растений) и В. М. Ананьина (особенности водного режима). Физиологи растений ведут исследования особенностей поведения растений при их переселении в условия Заполярья, изучают биохимический состав новых кормовых культур. В 1970-х годах начаты исследования по проблемам адаптации растений в экстремальных условиях (П. М. Жибоедов). Опубликован ряд работ по этой проблеме: «Белковый состав и мембранные липиды интродуцированных растений в Заполярье» (1987), «Возрастные модификации растений в связи с адаптациями и стрессом» (1991) и др. Сейчас **Отделом экспериментальной экологии** растений руководит директор Сада д. б. н. В. К. Жиров. В этом отделе создана лаборатория агроэкологии во главе с д. б. н. В. И. Костюком.

Следует сказать о том, что уникальные природные условия Хибин, эта своеобразная естественная лаборатория, привлекали внимание многих исследователей. Здесь еще в довоенные годы работали А. Н. Данилов и В. А. Мириманян, позже — С. А. Каспарова. Лаборатория физиологии растений проводила совместные исследования с сотрудниками БИН АН СССР: определения газообмена проводили О. В. Заленский с сотрудниками, консультантами и руководителями аспирантов были О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. На базе Сада вели работы А. А. Шахов с сотрудниками (Институт физиологии растений АН СССР) в начале 1960-х годов.

Еще в 1941 г. Н. А. Аврорин составил список растений, которыми можно озеленять города и поселки области, но война помешала внедрению этого ассортимента. Только в 1950 г. Т. Г. Тамберг было написано практическое руководство по озеленению, а в 1956 г. вышла коллективная работа, в которой участвовали ведущие сотрудники Сада — Н. А. Аврорин, Л. Н. Горюнова, Л. И. Качурина и Т. Г. Тамберг — «Основной ассортимент озеленительных растений для Мурманской области». В 1976 г. на основе групп, выделенных из лабораторий интродукции и акклиматизации растений и физиологии растений, была создана **лаборатория декоративного садоводства и озеленения** (ДСиО). Основное направление работы было определено со времен создания Сада — интродукция растений тропической и субтропической флоры (в защищенном грунте) и разработка научных основ декоративного садоводства и озеленения. Исследования проводятся в фондовых оранжереях, опытных и экспериментально-производственных теплицах, тепличных хозяйствах области, на территории Сада и объектах озеленения в населенных пунктах Мурманской обл. Важными направлениями работы лаборатории были исследования по применению Ковдорского вермикулита в качестве субстрата для гидропонного выращивания

растений, начатые еще в 1963 г. Энтузиастом этого направления стала Ж. Ф. Онохина. С помощью строителей Кольского филиала АН СССР была спроектирована и построена гидропонная теплица, в которой выращивали сначала хризантемы (испытано 67 сортов), затем вместе с Т. А. Козупеевой и А. А. Лештаевой проведено испытание гладиолусов и агапантусов. Разработана и рекомендована для внедрения в хозяйства Мурманской обл. агротехника выращивания каллы эфиопской, белоснежные цветы которой пользуются большим спросом у жителей города и области. В исследованиях принимала участие Л. А. Иванова, защитившая на этой основе кандидатскую диссертацию. В этот же период были продолжены начатые еще Т. А. Козупеевй и А. А. Лештаевой испытания разных декоративных растений в подземных выработках комбината «Апатит». Затем эту работу возглавил В. И. Коновалов, создавший цветоводческие комплексы в отработанных выработках Кировского и Юкспорского рудников, где на искусственном освещении успешно выращивались каллы, тюльпаны и другие красивоцветущие растения. В связи с большим практическим вкладом в озеленение Мурманской обл. лаборатория в 1994 г. была преобразована **в научно-производственный отдел цветоводства и озеленения,** им заведует Л. А. Иванова. В работе отдела сохранились основные прежние направления исследований, ведется расширенная разработка научно-обоснованных технологий выращивания новых видов декоративно-цветочных растений в закрытом грунте Заполярья. В конце 1970-х годов было начато строительство тепличного комплекса, так как старые теплицы выходили из строя, не соответствовали современным требованиям. В 1989 г. комплекс был введен в эксплуатацию — светлые теплицы, лаборатории, помещение для выгонки луковичных (тюльпанов, нарциссов, гиацинтов), специальный блок для разработки методов биологической защиты растений (инсектарий). **Группа защиты растений** начала работать в Саду очень давно — ее сотрудником в послевоенные годы была В. К. Неофитова, затем исследования продолжили Л. А. Шаврова, Н. П. Вершинина, а сейчас биологический метод борьбы с вредителями растений внедряют Н. С. Рак и Л. А. Карионова.

В силу некоторой оторванности от Кольского научного центра, находящегося в г. Апатиты, институт вынужден иметь собственную **хозчасть** — это электрики, сантехники, плотники, транспортники, снабженцы; без них очень трудно было бы вести исследования. Подразделением долгие годы руководил И. Н. Мотавкин. Нельзя не упомянуть о небольшой, но очень важной группе сотрудников — **группе метеорологии.** На территории Сада регулярно вели наблюдения за режимом температуры и влажности в растительных поясах по профилю горы, на питомниках и в теплицах П. М. Медведев, А. П. Семко, Б. Ф. Сергеев, А. И. Мельник и их помощники.

И еще об одном важном подразделении Сада, без которого невозможны научные исследования — библиотеке. **Библиотека** была основана при Хибинской горной станции АН СССР одновременно с созданием Полярно-альпийского ботанического сада, но только в 1953 г. оформлена как отделение Центральной научной библиотеки Кольского филиала АН СССР с первым библиотекарем И. И. Сапожниковой. Затем долгие годы ею руководила В. Р. Андреева, а сейчас — Г. И. Бронникова, которая раньше была помощницей В. Р. Андреевой. В библиотечном фонде в настоящее время имеется более 60 тыс. книг, в том числе около 10 тыс. иностранных изданий. Прекрасный предметный и алфавитный каталог, каталоги изданий Сада (в том числе и по авторам, сотрудникам Сада). В наличии большой набор справочников, словарей. Не менее важным подразделением Сада является **архив.** Он был создан еще в начале 1960-х годов по инициативе Г. Н. Андреева, и многие годы хранителем и собирателем архивных документов была М. В. Володько. После ее отъезда руководство архивом возглавила В. А. Москалева, которая работает и сейчас.

Годы перестройки для Сада, как и для всей страны, были нелегкими — недостаток средств, перебои с тепло- и электроснабжением, телефонной связью, ухудшение материальной базы, потери кадрового состава. Однако Сад выжил, сохранил коллекционный фонд. Сейчас он составляет в открытом грунте 3600 образцов свыше 1300 видов травянистых растений из разных стран и континентов, около 2000 образцов

600 видов деревьев и кустарников, почти 1400 образцов 400 видов на «живом гербарии». В оранжереях и теплицах содержится 1600 образцов почти 900 видов тропических и субтропических растений.

Для всех, кто интересуется историей создания и современной жизнью института, организован Музей истории Полярно-альпийского ботанического сада-института. Организатором музея и хранителем музейных фондов является старший научный сотрудник института Л. М. Лукьянова. Создана и доступна для посетителей музейная экспозиция «Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского научного центра РАН», в которой представлены 22 стенда и 9 витрин с фотографиями, документами и другими экспонатами, рассказывающими об этапах развития института, его людях, исследованиях. В фотоальбомах приведены фотоматериалы по отдельным лабораториям в разные годы, виды питомников, теплиц и оранжерей.

На этом заканчивается далеко не полный рассказ об истории Полярно-альпийского ботанического сада-института, его людях и исследованиях. Естественно, что невозможно упомянуть каждого сотрудника, за что заранее просим нас простить. Надеемся, что дальнейшую историю своими исследованиями напишет современное поколение ученых-ботаников, которые ответственны за будущее науки.

В заключение хотелось бы привести цитату из статьи Г. Н. Андреева, написанной в 1991 г.: «Ботанический сад не только научно-исследовательское учреждение и не только заповедник природной экосистемы, это еще и просто удаленное от шума городского приятное место для отдыха, место встреч с прекрасными произведениями природы — с цветами. Цветут они у нас буквально от снега и до снега, волна за волной сменяя друг друга».

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность О. А. Семихатовой и Т. Г. Масловой (БИН РАН) за ценные замечания и помощь при подготовке рукописи статьи.

SUMMARY

The paper is devoted to the 70th anniversary of Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Centre of Russian Academy of Sciences, the northernmost botanical garden in Russia. The Garden is situated in the centre of Kola Peninsula, in Khibiny Mountains. The garden within the Polar circle was initiated by N. A. Avrorin, who was its first director (1931—1960). He was the author of the ecological-geographical and ecological-morphological laws of plant introduction to the Polar North.

The history of botanical research on Kola Peninsula before the Garden, the development of the Garden and the Institute over the seven decades is outlined. The Garden has become a research institute conducting fundamental research in introduction, flora, physiology, soil science and many applied fields: technology of new flowering cultures, biological methods of disease and pest control etc.

At present, the director of the Garden-Institute is Dr. V. K. Zhirov. Collections of the Garden are very large and include over 1300 species of herbaceous and about 600 species of woody plants outdoors, nearly 400 species in the «living herbarium» and nearly 900 species in hothouses.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57):58

© А. К. Сытин, В. И. Грубов, И. В. Каратыгин, М. П. Журбенко

ПАМЯТИ ЮРИЯ ПАВЛОВИЧА КОЖЕВНИКОВА (1942—2002)

A. K. SYTIN, V. I. GRUBOV, I. V. KARATYGIN, M. P. ZHURBENKO. IN MEMORIAM: YURY PAVLOVICH KOZHEVNIKOV (1942—2002)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.05.2002
Окончательный вариант получен 08.10.2002

Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и наука потеряли высококвалифицированного и плодовитого ученого, ушедшего в расцвете творческих сил. Юрий Павлович Кожевников был исключительно одаренным, независимым и самобытным человеком, преодолевшим трудные обстоятельства жизни. Родился он 22 июля 1942 г. в д. Реброво под Волховом Ленинградской обл. Тяготы военного времени усугублялись непростыми отношениями в семье. Судьбы сверстников послевоенного поколения мало чем отличались одна от другой — многие прошли школу жестокости, «клубившуюся мрачным социальным облаком» — по собственным словам Ю. П. — и как многие, Юрий не избежал тюрьмы, попав в нее юношей, но это не искалечило его душу, он остался добрым и отзывчивым человеком. Может быть, его спасло общение с природой. Самые счастливые воспоминания детства — вольная жизнь, проведенная в лесах, окружавших Старую Ладогу, и на берегах Волхова: «Когда город оставался за спиной, а впереди простирались поля с песней жаворонка и плачущими чибисами, за которыми темнела опушка леса» (1999 : 8). Только там приходило ощущение свободы и безопасности, сходное с тем, что он испытывал в доме бабушки, любившей и жалевшей его. Помогла выжить и музыка. Среди заключенных был хороший музыкант-виолончелист. Общение с ним открыло бесконечно далекий от обыденности прекрасный мир. Впоследствии Ю. П. выбрал для себя скрипку и овладел ею настолько, что в студенческие годы смог играть в камерном оркестре ЛГУ. Музыка сопровождала его всю жизнь. Обладая незаурядным слухом и острым чутьем к нетривиальному, он в полной мере, например, оценил новаторство сочинений Альфреда Шнитке.

Еще один дар позволил Ю. П. реализовать себя в творчестве — страсть к живописи. Холсту он доверял свою потребность в философском постижении мира и поиски в нем самого себя. Иногда картины отражали светлые стороны бытия — медитации в беспредельном пространстве, иногда — метафизические образы ландшафта или жуткие личины ночного города, в котором Ю. П. чувствовал себя чужим. Натюрморты он писал редко, растений почти не изображал. Портреты людей, которые становились ему близкими в какие-то периоды жизни, светятся ведомым художнику внутренним светом, но он мог выразить и отталкивающие образы людских пороков, к которым был нетерпим. Он не был ни моралистом, ни мизантропом, никогда не сторонился людей, ценил доброжелательность и сочувствие, но всегда сохранял дистанцию. Домочадцами его были птицы, свободно обитавшие в одной из двух комнат в ведомственном институтском доме в Инструментальном переулке. Он боготворил своих птиц, понимал их язык и повадки и полагал, что птицы способны



медитировать. Об этих птицах, но и в большей мере о себе самом — книга которую мы цитируем. Автобиографическая повесть «Омут» будет издана, а потому не будем многословны. Ю. П. рассказал о себе и о потерянном поколении послевоенного времени с прямотой и беспощадностью последней исповеди. Он обладал сильным писательским даром. Хорошим литературным языком написаны и его научно-популярные книги. В них он сумел с тонкой наблюдательностью поведать о природе, животном и растительном мире Арктики. Ю. П. был одним из очень немногих натуралистов-универсалов. Ботаник широкого профиля — флорист, систематик, фитоценолог, эколог и палеогеограф — он был и вполне профессиональным орнитологом и ландшафтоведом.

Ю. П. ушел 9 февраля 2002 г. из жизни после третьего инфаркта, не дожив до шестидесяти. Вынужденная невозможность путешествовать претила его натуре. Экспедиции составляли важнейшую часть его исследовательской практики. Он любил Арктику и, когда иссякли средства финансирования, отпускаемые на изучение Северо-Востока, он переместился на Таймыр, а позднее — на Европейский Север, используя при этом подручные средства передвижения, включая велосипед и резиновую лодку. Этой утлой посудине он доверял свою жизнь, сплавляясь по Северной Двине или плавая к островам Ладожского оз. Подвергаясь на воде серьезным опасностям, Юрий чувствовал себя защищенным покровом высшей силы, а следовательно, был человеком религиозным, хотя и никогда не говорил об этом всуе. Шутя же рассказывал, что однажды жизнь ему спасла вредная привычка курильщика. В одной из экспедиций, ночью, бродячий медведь тащил его зубами из палатки. Но, почуяв запах табака, зверь ушел, лишь слегка поранив плечо. Быт его, по-своему уютный, многим казался неустроенным: он жил от одной экспедиции до другой, уделяя не слишком много внимания своему здоровью. «Жизнь — это процесс горения, — написал Ю. П. Кожевников в своей книге о птицах, — смертный порог появляется, и каждый должен вскарабкаться на него. Угасание жизни подобно угасанию костра: уже нет общего огня и местами почернели краснеющие уголья, но кое-где они вдруг подергиваются и вспыхивает огонек, который тут же и гаснет, тлеющая краснота становится серым пеплом и вот... уже нет тепла, последние точки тления исчезли, огонь умер» (1999 : 231).

Ю. П. Кожевников относился к редкому типу исследователей, ведомых в научном творчестве импульсом индивидуального сознания, не подчиняясь «шорам» традиций, школ, научных направлений, не «прогибаясь» под чужими идеями. Он пытался анализировать даже сам интуитивный путь познания мира, не находя ему объяснений в позитивистской методологии естественных наук. Его оригинальные мысли во многом пока еще не востребованы, хотя научные заслуги признаны — в 1997 г. он защитил докторскую диссертацию «Семейство гвоздичных (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии: таксономический состав, география, родственные связи, история». Надо сказать, что Ю. П. подошел к этому формальному рубежу по существу уже давно сложившимся доктором наук. В его «арсенале» числилось множество опубликованных и неопубликованных работ. Среди них были и фундаментальные, более значи-

мые, чем защищенная им диссертация, которые он пытался представить на обсуждение научной общественности. Следует подчеркнуть, что Кожевников, опровергая установившиеся постулаты, располагал серьезными аргументами. Активно участвуя в деятельности Ботанического и Географического общества России, он был избран также и членом Нью-Йоркской Академии наук (New York Academy of Sciences).

Скромный ученый, без амбиций и саморекламы, Ю. П. трудился до последнего дня. Не пожелав освоить компьютер, он строчил книги и статьи карандашом или ручкой, разрезал текст на полоски ножницами, переклеивал абзацы и строчки и отдавал машинисткам пухлые манускрипты. В ящике письменного стола нашли несколько тысяч рублей, предназначенных для оплаты перепечатки очередной такой рукописи. На эти деньги можно было бы купить необходимые лекарства, но, пренебрегая заботой о здоровье, Юрий так и не долечился. Безвременная, неожиданная кончина Юрия Павловича Кожевникова стала потрясением для его друзей и вызвала глубокую скорбь. Прах его покоится на родине, на городском кладбище в Волхове. Созданные этим талантливым человеком труды, посвященные растительному покрову Сибирской и Дальневосточной Арктики, еще ждут оценки. Найдут своих читателей и его научно-популярные книги, в которых он старался постичь природу, но с безоглядной искренностью открывал самого себя.

Список опубликованных работ Ю. П. Кожевникова

1973. Американский элемент во флоре Чукотки // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое. Хабаровск. С. 177—178.

Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. // Бот. журн. Т. 58. № 7. С. 965—980.

Интересные флористические находки на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 58. № 2. С. 294—300.

Новые флористические находки на востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 57. № 7. С. 765—778. (Совместно с Б. А. Юрцевым, А. А. Нечаевым).

Флористические находки в чукотской тундре // Нов. сист. высш. раст. Л. Т. 10. С. 255—263. (Совместно с Б. А. Юрцевым. А. В. Галаниным, Т. Г. Дервиз-Соколовой и др.).

(Рец.). S. B. Young. The vascular flora of St. Lawrence island with special referance to floristic zonation in the arctic regions // Бот. журн. Т. 58. № 10. С. 1566—1569.

1974. Анализ флоры Телекайской рощи и ее окрестностей // Бот. журн. Т. 59. № 7. С. 967—977.

Лес в тундре Чукотки // Природа. № 7. С. 96—102.

Опыт эколого-флористического сравнения местообитаний // Экология. № 2. С. 24—33.

Флора и экологические условия района Телекайской рощи (Центральная Чукотка) // Бот. журн. Т. 59. № 4. С. 502—519.

1975. Новые флористические находки в чукотской тундре (1973) // Бот. журн. Т. 60. № 6. С. 831—842. (Совместно с Б. А. Юрцевым, В. В. Петровским, А. В. Галаниным и др.).

Some regularities of plant distribution over the Chukotsk landscapes // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Л., С. 153.

(Рец.). Б. А. Юрцев. Проблемы ботанико-географии северо-восточной Азии // Бот. журн. Т. 60. № 11. С. 1654—1657.

1976. Американский элемент во флоре Чукотки // Ареалы растений СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 3. С. 25—56.

Американский элемент во флоре Чукотки // Берингия в кайнозое. Владивосток. С. 195—201.

К флоре полуострова Кони // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. С. 53—63 (Совместно с А. П. Хохряковым).

Кальцефилия растений на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 61. № 2. С. 154—163.

Птицы Чукотки // Советская Чукотка. № 276, 278, 279.

Типы растительности Чукотки и Анадырского края // Тез. VII Симп. «Биологические проблемы севера». Петрозаводск. С. 108—110.

Флора и экология ландшафтов в истоках р. Канчалан // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока СССР. Владивосток. С. 80—130.

Флористические находки на Чукотке // Нов. сист. высш. раст. Л.: Т. 13. С. 255—263.

Центральноевропейский элемент во флоре Пинежского края // Ареалы растений флоры СССР. Л. Вып. 3. С. 56—75. (Совместно с Т. В. Плиевой).

1977. Вниз по Майну и Анадырю от Ваеги до Усть-Белой (Чукотский национальный округ) // Бот. журн. Т. 62. № 4. С. 597—610.

Критический обзор данных, касающихся флорогенеза Чукотки // Бот. журн. Т. 62. № 3. С. 445—460.

Орнитологические наблюдения на западе Чукотского полуострова // Зоологич. журн. Т. 61. № 6. С. 924—928.

Чукотские рододендроны // Сов. Чукотка. № 59.

1978. Ботанико-экологические наблюдения в районе г. Анадыря в 1974 г. // Флора и растительность Чукотки. Владивосток. С. 3—29.

За растениями по Чукотке. Магадан. 190 с.

К развитию новой отрасли фитогеографии — экологической флористики // Тез. докл. VI Делегатск. съезда Всесоюз. Бот. обш. Л.: С. 304—309.

Кальцийсодержащие биогеоценозы Чукотки и проблемы кальцефилии растений // Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов». Днепропетровск. С. 17—18.

Некоторые закономерности распределения растений чукотских ландшафтов // Бот. журн. Т. 63. № 3. С. 327—343.

Новый вид *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) с острова Врангеля // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1440—1443. (Совместно с Е. А. Тихменевым).

Особенности биогеоценозов континентальных и океанических районов Чукотки // Тез. докл. Всесоюз. совещ «Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов». Днепропетровск. С. 1—19.

Растительность и флора окрестностей села Марково (басс. р. Анадырь) // Флора и растительность Чукотки. Владивосток. С. 3—29.

Сравнительный анализ двух субарктических флор Чукотки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

Флористическое районирование основания Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 63. № 1. С. 34—49.

(Рец.). Флора Путорана // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1688—1693.

1979. Заметка о роде *Montia* (*Portulacaceae*) в СССР // Бот. журн. Т. 64. № 79. С. 693—699.

Заметки о Чукотской флоре // Новости сист. высш. раст. Л. Вып. 15. С. 222—230.

Исследование рода *Dryas* (*Rosaceae*) на Чукотском материке // Бот. журн. Т. 64. № 4. С. 479—487.

Историческая интерпретация современных особенностей флор Чукотки и арктической Аляски (на примере сосудистых растений) // Тез. докл. XIV Тихоокеанск. научн. конгр. Комитет СД. Хабаровск. С. 218—219.

Консервандумы — охраняемые территории с регулируемыми условиями обитания редких видов // Тез. докл. XIV Тихоокеанск. научн. конгр. Комитет СД. Хабаровск. С. 40—41.

Новый климатический показатель для северо-восточной Азии // Изв. ВГО. Т. 111. Вып. 2. С. 163—167.

Новое о Берингии (обзор, написанный в связи с выходом книги «Берингия в кайнозое») // Бот. журн. Т. 64. № 10. С. 1425—1439.

Орнитологические и териологические наблюдения в верхнем течении р. Амгуэмы (Чукотский национальный округ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 84. Вып. 5. С. 67—74. (Совместно с Н. К. Железновым).

Растительный покров района находки киргиляхского мамонтенка (верховья Колымы) // Бот. журн. Т. 64. № 8. С. 1091—1098. (Совместно с В. В. Украинцевой).

Флора основания Чукотского полуострова // Деп. ВИНИТИ. № 1154. 240 с.

Эколого-флористический анализ средней Чукотки // Деп. ВИНИТИ. № 1843. 169 с.; № 1844. 195 с.; № 1845. 229 с.

1980. Интересные флористические находки на севере Якутии и северо-западе Путораны // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 590—699. (Совместно с М. Д. Андреевой).

Пространственный и временно́й аспекты физико-географических фаций и прогнозирование развития ландшафта // Изв. ВГО. Т. 112. Вып. 3. С. 243—248.

Соотношение видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь // Бот. журн. Т. 65. № 3. С. 361—367.

Флористическая характеристика основных типов местообитаний в долине р. Полты (система р. Кулой, Архангельской области) // Экол. и биол. растений в посевных и естественных фитоценозах европ. северо-востока. Сыктывкар. С. 89—105.

1981. Ботанико-экологические наблюдения на Колыме в районах среднего течения реки Березовка и поселка Черский // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток. С. 99—117.

К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. Т. 66. № 11. С. 1549—1560; там же. № 12. С. 1734—1740.

К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. Т. 66. № 4. С. 549—555. (Совместно с В. В. Рапота).

Основные этапы становления современной флоры Беломорско-Кулойского плато // Тез. IX симпоз. «Биологические проблемы севера». Сыктывкар. Т. 1. С. 26.

Порядок вересковые (*Ericales*) // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5(2). С. 86—98.

Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, р. Большая Рассоха) // Бот. журн. Т. 66. № 7. С. 987—992. (Совместно с В. В. Украинцевой).

Список сосудистых растений Чукотки // Новости сист. высш. раст. Л. Вып. 18. С. 230—247.

Сравнительный анализ флоры и растительности профилей пос. Марково — Русские горы и пос. Ваега — Алганский кряж // Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток. С. 48—64.

Эколого-флористические пространственные изменения в средней части бассейна реки Анадырь // Там же. С. 65—78.

Эколого-флористические исследования на реках Индигирке, Колыме и на северо-западе плато Путорана (в 2 частях) // Деп. ВИНИТИ. № 5275. 238 с.; № 5657. 237 с.

1982. История ландшафтов Чукотки и смежных территорий. Ч. 1—3. Деп. ВИНИТИ. Ч. 1. № 5910—82. 190 с.; Ч. 2. № 5911. 187 с.; Ч. 3. № 5912. 112 с.

Ландшафтные изменения авифауны в юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Пространственная структура экосистем, Л.: Изд. Географического общ-ва. С. 110—119.

Основные этапы становления современной флоры Чукотки // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий. Сыктывкар. С. 24.

Отражение современной растительности поверхностными споровопыльцевыми спектрами в среднем течении р. Березовки (бассейн р. Колымы) // Бот. журн. Т. 67. № 9. С. 1100—1111. (Совместно с М. Е. Вошилко).

Перспективы региональных и локальных биогеографических исследований // Пространственная структура экосистем. Л.: Изд. Географического общ-ва. С. 4—32.

Сосудистые растения бассейна р. Малахай-тари (юго-восток Бырранга) // Бот. журн. Т. 67. № 10. С. 1362—1371.

Фитогеографическое прогнозирование изменения северных ландшафтов при сооружении водохранилищ // География и природные ресурсы. № 32. С. 64—68.

1983. Были ли в Берингии тундро-степи? // Тез. X Всесоюз. симп. Биологических проблем севера. Магадан. С. 53—54.

Ботанико-экологические наблюдения в восточной части гор Бырранга и смежной увалистой равнине (Таймыр) // Бот. журн. Т. 86. № 10. С. 1206—1215. № 4. С. 1206—1215. (Совместно с В. В. Рапотой).

В предгориях и горах Бырранга // Природа. № 7. С. 36—41.

Кальцефилия растений Беломорско-Кулойского плато // Бот. журн. Т. 68. № 2. С. 152—161.

Об условиях обитания и захоронения крупных плейстоценовых животных на северо-востоке Азии // География и природные ресурсы. № 1. С. 104—111.

Представители семейства *Caryophyllaceae* в Центральной Азии за пределами СССР // Тез. докл. VII Делегатск. съезда Всесоюз. Бот. общ-ва. Л.: Наука. С. 20.

Род *Stellaria* (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. Л. Т. 20. С. 94—107.

Современные флористические связи Чукотки и Аляски и их вероятный генезис // X Всесоюзн. симпозиум Биологических проблем севера. Магадан. С. 61—62. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

1984. Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана) // Бот. журн. Т. 69. № 6. С. 753—761. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Геосистемное распределение растений и птиц (в 4 частях). Деп. ВИНИТИ. № 3306. 275 с.; № 4593. 253 с.; № 5910. 230 с.; № 5911. 240 с.

Два новых вида семейства *Caryophyllaceae* из Центральной Азии // Нов. сист. высш. раст. Л. Т. 21. С. 67—70.

Историческая фитогеография Чукотки (в 3 частях). Деп. ВИНИТИ. № 3307. 240 с.; № 5912. 231 с.; № 5913. 220 с.

Основные черты растительного покрова в районе озера Аян (центр плато Путорана) // Всесоюз. конфер. Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей. Апатиты. С. 11—12.

(Рец.). Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана // Бот. журн. Т. 69. № 3. С. 415—418. (Совместно с Б. Н. Нориным, В. Н. Ухачевой).

1985. Заметка о *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb. (*Asteraceae*) // Нов. сист. высш. раст. Л. Т. 22. С. 225—229.

Критические замечания о гвоздичных (*Caryophyllaceae*) // Нов. сист. высш. раст. Л. Т. 22. С. 95—114.

О ландшафтно-экологическом подходе к сравнительному анализу флор (на примере двух конкретных флор Чукотки) // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 314—321.

Род *Dryas* L. и его история (в 3 частях). Деп. ВИНИТИ. № 3305. 242 с.; № 4596. 215 с.; № 4118. 231 с.

1986. К вопросу о тундро-степях Берингии // Биогеография берингийского сектора Субарктики. Владивосток. 1986. С. 45—51.

Морфология пыльцы рода *Dryas* и некоторые вопросы его систематики // Бот. журн. Т. 71. № 5. С. 605—609. (Совместно с Д. Б. Архангельским).

Основные этапы становления современной флоры Чукотки // Растительный покров высокогорий. Л.: Наука. С. 51—57.

1987. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана) // Бот. журн. Т. 72. № 5. С. 589—599. (Совместно с В. Н. Ухачевой).

Зональные рубежи на северо-востоке Европы // Флора севера европейской части СССР // Тез. докл. научн. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора северного края». Архангельск. С. 21—22.

Популяционно-генетическая изменчивость видов и ее отражение в систематике растений // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 874—886.

1988. Амгуэмские перспективы, или нужна ли Чукотке ГЭС? // Советская Чукотка. 1988. № 49—50; Горняк Заполярья. № 35. (Совместно с Н. К. Железновым).

Заметки о родах *Rhodiola* и *Sedum* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. Т. 73. № 3. С. 414—423.

Зональные изменения растительного покрова на севере европейского Приуралья // Бот. журн. Т. 73. № 2. С. 233—244.

О южных тундрах // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 65—74.

Представители *Crassulaceae* и *Saxifragaceae* в Центральной Азии за пределами СССР // Тез. док. VIII Делегатск. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 189.

(Рец.). Южные тундры Таймыра // Бот. журн. Т. 73. № 1. С. 155—159.

1989. География растительности Чукотки. Л.: Наука. 176 с.

Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток: ДВО АН СССР. 306 с.
Заметки о видах *Sedum* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. Т. 74. № 4. С. 534—544.
Отображение строения растительного покрова разных районов Чукотки с помощью графов // Метод графов в экологии. Владивосток. С. 25—36. (вклейка).
Страсти по Амгуэме // Магаданская правда. № 164.
1990. Водохранилище на Чукотке: быть или не быть? // Человек и стихия. С. 107—109.
1991. Палеогеография рода *Dryas* L. // Четвертичный период: методы исследования. Стратиграфия и экология // Тез. VII Всесоюз. совещ. Таллин. Т. 2. С. 75—76.
Потустороннее и мы // Московский треугольник. № 3(9); № 4(10).
Continuity and uncertainty in vegetational cover // Abst. V Intern. Congress of Ecology. Yokohama. P. 381.
По реке Онеге // Человек и стихия. Л. С. 108—111.
Принципы ботанической целесообразности охраны экосистем на севере Чукотского полуострова // Проблемы и пути сохранения экосистем севера тихоокеанского региона. Петропавловск-Камчатский. С. 57—60.
1992. Некоторые особенности растительного покрова Евразии в древнем голоцене // Бот. журн. Т. 77. № 8. С. 1—9. (Совместно с В. В. Украинцевой).
Палеогеография Голарктиса в кайнозое. Деп. ВИНИТИ. Ч. 1. № 1233-В92. 240 с.; Ч. 2. № 2050-В92. 257 с.; Ч. 3. № 2051-В92. 357 с.
Сосудистые растения бассейна реки Большая Боготанка (горы Бырранга) // Бот. журн. Т. 77. № 9. С. 39—51.
Фитогеографические соотношения на Полярном Урале (бассейн р. Собь) // Тез. X Всесоюз. совещ. по изуч. флоры и растительности высокогорий. Новосибирск. С. 25.
1993. Геосистемы северных регионов. Ч. 1. Деп. ВИНИТИ. № 1248-В93. 240 с.
Об информативности палеоботанических материалов с восточного Таймыра // Бот. журн. Т. 78. № 3. С. 40—53. (Совместно с Х. А. Арслановым, М. С. Боч и др.).
Сосудистые растения окрестностей озера Эльгыгытгын // Природа впадины озера Эльгыгытгын. Магадан. С. 62—82.
Философские и методологические проблемы фитогеография. Деп. ВИНИТИ. 1993.№ 654-В93. 266 с.
Taraxacum byrrangicum (*Asteraceae*) — новый вид одуванчика с полуострова Таймыр // Бот. журн. Т. 78. № 1. С. 116—118.
Dryas history // XV Intern. Bot. Congress. Abstr. Yokohama. P. 244.
Polar timberline Eurasia // Там же. P. 256.
Some feature of vegetation cover of Eurasia in the earliest Holocene // Там же. P. 306. (Co-author: V. V. Ukraintseva).
(Рец.). С. А. Частухина. Дикие растения. Пища и лекарство // Растит. ресурсы. Т. 29. Ч. 1. Вып. 2. С. 100—102. (Совместно с В. Б. Куваевым).
1994. О стациальном распределении птиц в бассейне реки Большая Боотанкага (Таймырский заповедник) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М. Т. 1. С. 269—274.
Растительный покров островов Свердруп и Тройной (Карское море) // Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря. М. Т. 2. С. 121—143. (Совместно с О. М. Афониной, М. П. Журбенко).
Сем. *Aizoaceae, Portulacaceae, Caryophyllaceae* // Растения Центральной Азии. СПб.: Мир и семья. Вып. 11. С. 11—122.
1995. Плейстоценовые тундростепи: аргументы за и против // Первое Международное мамонтовое совещание // Цитология. Т. 38. № 7. С. 618—619; 682. (Совместно с В. В. Украинцевой).
Берингия: история и эволюция. М.: Наука. 383 с. (Совместно с Н. К. Железновым-Чукотским).
Геосистемы северных регионов. Ч. 2. Деп. ВИНИТИ. № 1391-В95. 285 с.
О связи современной растительности и поверхностных споровопыльцевых спектров на Чукотке (бас. реки Чантальвеергын) // Бот. журн. Т. 80. № 5. С. 74—88.
Проблемы интерпретации спорово-пыльцевых спектров в реконструкции растительного покрова // Бот. журн. Т. 80. № 9. С. 1—20.
Растительный покров Берингии как кормовая база плейстоценовых растениеядных млекопитающих // Первое Международное мамонтовое совещание // Цитология. Т. 38. № 7. С. 618.
(Рец.). Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет // Бот. журн. Т. 80. № 12. С. 124—130.
1996. Дифференциация пыльцы и филогения рода *Dryas* (*Rosaceae*) // Бот. журн. Т. 81. № 7. С. 10—22. (Совместно с Д. Б. Архангельским).
История семейства *Caryophyllaceae* в Центральной Азии // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина. Красноярск. С. 68—69.
Растительный покров северной Азии в исторической перспективе. СПб.: Мир и семья. 393 с.
Род *Draba* (*Brassicaceae*) на полуострове Таймыр // Нов. сист. высш. раст. СПб. Т. 30. С. 79—96.
Флористические особенности приенисейской лесотундры // Бот. журн. Т. 81. № 2. С. 68—82.
Climatic trend at Taimyr peninsula as judged from the vascular plants indications // Terra Nostra. Third Workshop on Russian-German Cooperation: Laptev Sea System. Koln. P. 18—19.
1997. Лето на Чукотке // Биология. № 21.
Немного о систематике растений // Биология. № 33.
О дивергенции признаков в роде *Potentilla* L. (*Rosaceae*) // Изв. АН. Сер. биол. № 4. С. 434—439.
Прогулки на природу. Январь. Март. Декабрь // Биология. Приложение к газете «Первое сентября». Вып. 3; 12; 16; 19; 23; 26; 27; 29; 31; 35; 37; 41; 46.

Птичья старость (из наблюдений за птицами в неволе) // Биология. № 21; 23; 28.

Растительный покров окрестностей поселка Волочанка (Центральная часть южного Таймыра) // Бот. журн. Т. 82. № 7. С. 78—90.

Семейство гвоздичных (*Caryophyllaceae*) в Центральной Азии: таксономический состав, география, родственные связи, история: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. СПб. 56 с.

Сказание о вереске и его родственниках // Биология. 1997. № 36.

Тундростепи плейстоцена: аргументы «за» и «против» // Изв. АН. Сер. геогр. № 3. С. 96—110.

Arguments for and against a Pleistocene tundra-steppe // Polar Geography. Vol. 1(21). P. 51—69. (Co-author: V. V. Ukraintseva).

1998. В глубинах земных веков // Биология. № 14; № 16; № 17. Великие льды Земли.

Динамика растительного покрова и влияние на него промышленного загрязнения на Кольском полуострове. СПб. 110 с.

Дифференциация растительного покрова в бассейне реки Амгуэмы (Чукотка) // Бот. журн. Т. 83. № 6. С. 90—101.

Жизнь и смерть мамонтов // Биология. № 18. О концепции фитогенного поля // Изв. АН. Сер. биол. № 3. С. 356—362.

Палеографическая интерпретация флоры Арктики // Тез. Всерос. совещ. «Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода». СПб. С. 235.

Реликтовая вязовая роща на реке Волхов // Бот. журн. Т. 83. № 11. С. 106—110.

Современная геологическая эпоха — голоцен // Биология. № 17.

Содержание птиц в неволе // Биология. № 4—6; 11; 15; 17; 19; 21.

Теплеет ли Арктика? // Природа и человек. № 9. С. 24—25.

Эволюция популяций и выявление видов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. // Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб. Т. 2. С. 149.

Modern trends in arctic nature // Conserving our common heritage of the Arctic. Тез. докл. междунар. симпоз. памяти В. Баренца. М. P. 43—44.

1999. Матрена, Матреныч и другие (птицы в комнате). СПб.: Петровский фонд. 271 с.

Природные условия постледниковья на севере Азии // География и природные ресурсы. № 2. С. 5—11.

Растительный покров северокольских низкогорий // Бот. журн. Т. 84. № 2. С. 42—53.

Сложный мир простейших // Биология. № 21.

Этапы становления современной флоры Таймыра // Изв. АН. Сер. геогр. № 4. С. 75—84.

Pleistocene tundra-steppe: arguments pro- and contra // Deinsea. N 6. P. 199—210. (Co-author: V. V. Ukraintseva).

Northern climatic trend // Terra Nostra. Fifth Work on Russian Cooperation: Laptev Sea System. Program and Abstracts. Koln. P. 44—45.

2000. По архангельские травы. СПб.: Петровский фонд. 217 с.

Социальный муравей (или о том, что социальность дала нам от природы) // Природа и человек. № 1. С. 6—7.

Is the Arctic getting warmer or cooler? // Heritage of the Russian Arctic. Moscow. Ecopros Publishers. P. 145—157.

2001. Флора средней Чукотки и ее дифференциация // Бот. журн. Т. 86. № 1. С. 43—54.

2002. Лишайники, лихенофильные грибы, мхи и сосудистые растения острова Самойловский (Усть-Ленский заповедник, арктическая Якутия) // Новости сист. низш. раст. Т. 36. С. 100—113. (Совместно с М. П. Журбенко, И. В. Чернядьевой).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582.29

© Л. Г. Бязров

D. O. Øvstedal, R. I. Lewis Smith. Lichens of Antarctica and South Georgia: a guide to their identification and ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 411 p. (*Д. О. Овстедал, Р. И. Льюис Смит.* Лишайники Антарктиды и Южной Георгии: руководство по их определению и экологии. Кембридж, 2001. 411 с.)

L. G. BIAZROV. *D. O. ØVSTEDAL, R. I. LEWIS SMITH.* LICHENS OF ANTARCTICA AND SOUTH GEORGIA: A GUIDE TO THEIR IDENTIFICATION AND ECOLOGY. CAMBRIDGE. 2001

Институт проблем экологии и эволюции РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33
E-mail: biazrov@genome.eimb.relarn.ru
Поступила 06.06.2002

В рецензируемой книге D. O. Øvstedal (Бергенский ун-т, Норвегия) и R. I. Lewis Smith (Британская антарктическая служба, Великобритания) обобщили результаты своих многолетних (1964—2000 гг.) исследований в Антарктиде — на континенте и ряде островов, расположенных в южной части Южного полушария. Также были критически обработаны сборы в Антарктическом регионе других коллекторов и учтены публикации о лихенобиоте Антарктиды и Субантарктических островов.

В Антарктиде встречены представители лишь двух видов высших растений: *Deschampsia antarctica* (*Poaceae*) и *Colobanthus quitensis* (*Caryophyllaceae*). Другие автотрофные организмы в этом регионе представлены мохообразными, водорослями, цианобактериями, лихенизированными грибами. Лишайники играют здесь важнейшую роль в формировании облика наземных биоценозов, являются источником пищи для многих животных, что и предопределяет интерес к изучению видового разнообразия и экологии лихенизированных грибов на этом континенте, где условия существования для большинства обитающих на Земле организмов считаются экстремальными. Однако автор рецензии полагает, что эти условия являются стрессовыми лишь для пришельцев, а не для представителей местных популяций.

В книге отмечены особенности физиологических процессов у представителей ряда видов лихенобиоты Антарктиды и Субантарктики.

Рецензируемую книгу можно разделить на 2 части: вводную общую и специальную систематическую. В 1-й содержатся сведения о природных условиях региона, кратко характеризуются геоботанические зоны Антарктиды и Южной Георгии. Оригинально деление территории на геоботанические зоны — это иерархическая система, включающая 3 единицы: район — провинция — область, что выгодно отличает от деления континента на 6 секторов через каждые 60° долготы, использованного при характеристике мохообразных (Greene, 1968). Иное деление и на появившейся в Интернете после публикации рецензируемого труда Карте экорегионов Земли (Olson et al., 2001). Книга содержит детальный обзор истории изучения лихенобиоты региона, где первые образцы лишайников были собраны американцами-заготовителями тюленей в 1820—1821 гг., а первая публикация о находке на Южных Шетландских островах *Usnea aurantiaco-atra*, названной тогда как *U. fasciata*, датируется 1823 г. В общей части книги особо характеризуются сообщества, в которых доминируют лишайники,

приведены сведения о видах лишайников из экстремальных местообитаний. Так, список видов, встреченных на высотах более 2000 м над ур. м., включает представителей 22 таксонов, рекордсменами среди которых являются *Lecidea* sp. (2550 м), *Acarospora gwynnii* (2450 м), *Rhizoplaca melanophthalma* (2415 м). Также имеются данные о видах, отмеченных южнее 80° ю. ш. Таких оказалось 23. Наиболее близко к Южному полюсу подходят *Carbonea vorticosa, Lecidea canciformis, Sarcogyne privigna* (86°29′ ю. ш.), немного от них отстали *Acarospora gwynnii* (86°20′ ю. ш.), *Buellia frigida* (86°09′ ю. ш.), *Buellia grisea, Rhizoplaca melanophthalma* (86°07′ ю. ш.). Авторы указывают, что феномен гигантизма, наблюдаемый у ряда морских организмов Антарктики, свойственен и представителям наземной биоты, в частности, лишайникам: диаметр талломов отдельных индивидов *Buellia frigida* здесь достигает 55 см, *Peltigera rufescens* — 50 см, *Placopsis contortuplicata* — 78 см, *Umbilicaria antarctica* — 45 см, длина слоевища *Usnea antarctica* — 67 см. Относительно охраны лишайников авторы сообщают, что пока ничего не угрожает их сохранению. Все организмы региона находятся под защитой Международного протокола об охране среды Антарктиды. В дальнейшем необходимо лишь четко соблюдать нормы этого документа.

Специальная часть содержит сведения об обработанном коллекционном материале, методике его идентификации. Приведены дихотомические ключи для определения родов лишайников, кустистых, листоватых, лепрозных, зернистых и соредиозных таксонов на каменистом субстрате, стерильных корковых — на мхах и почве. Порядки, семейства и роды лихенизированных грибов авторы монографии принимают в объеме, предложенном O. Eriksson, D. Hawksworth (1998, цит. согласно рецензируемому источнику). Роды располагаются в алфавитном порядке латинских названий, имеются дихотомические ключи для определения видов. Характеристика каждого вида содержит принимаемое авторами современное название, синонимы, описание строения, сообщаются результаты определения лишайниковых веществ с использованием тонкослойной хроматографии, сведения об экологии, биогеографии, данные об исследованных образцах, комментарий. Биогеографические категории (типы ареалов) выделены согласно представлениям D. Galloway (1996).

Список характеризуемых лишайников содержит 428 таксонов, из которых 387 определены до уровня вида, а 41 еще не получили видовых названий. Описаны новые для науки виды из родов *Bryonora, Buellia, Degelia, Huea, Lecanora, Lichenothelia, Massalongia, Pertusaria, Ropalospora, Stereocaulon* и *Tephromela*. Предложены новые номенклатурные комбинации ряда видов из родов *Amandinea, Bellemerea* и *Hymenelia*. Для о-ва Южная Георгия указаны 194 таксона, о-ва Буве — 52, Южных Сандвичевых островов — 46, Южных Оркнейских островов — 221, Южных Шетландских островов — 211, Антарктического п-ова и прилегающих островов — 264, для континентальной Антарктиды — 88. В отношении биогеографии из 387 идентифицированных видов к космополитным видам отнесены 33 (8.5 %), к биполярным — 160 (41.4 %), к распространенным по всей южной части Южного полушария — 25 (6.5 %), к встречающимся наряду с Антарктикой и в районе Магелланова пролива — 29 (7.6 %), к эндемикам — 135 (34.4 %). Таким образом, практически половина найденных видов в исследованном регионе Южного полушария (космополитные + биполярные) представлены и в Северном полушарии, в том числе многие в лихенобиоте и нашей страны. Поскольку ряд молодых лихенологов при биогеографическом анализе лихенобиот обследованных ими регионов пользуются сведениями о распространении видов, опубликованными еще в 1960—1980-х годах (другие данные им недоступны), считаю уместным привести здесь списки космополитных и биполярных видов лихенобиот Антарктиды и о-ва Южная Георгия.

Космополитные виды (номенклатура согласно рецензируемому источнику) — *Caloplaca citrina, Cladia aggregata, Cladonia bellidiflora, C. borealis, C. chlorophaea, C. fimbriata, C. pleurota, C. pocillum, C. pyxidata, C. squamosa, C. weymouthii, Lecanora flotowiana, Lecidea lapicida, Leproloma cacuminum, L. vouauxii, Melanelia elegantula, Parmelia saxatilis, P. sulcata, Peltigera didactyla, P. rufescens, Physcia caesia, Platismatia glauca, Psoroma hypnorum, Rhizocarpon geographicum, Sarcogyne privigna, Schaereria fuscocinerea, Stereocaulon vesuvianum, Tephromela atra, Trapelia coarctata, Trapeliopsis granulosa, Tremolecia*

atrata, Umbilicaria decussata, U. polyphylla. Биполярные виды — *Acarospora badiofusca, A. wahlenbergii, Agonimia tristicula, Alectoria nigricans, Amandinea coniops, A. punctata, Anzina carneonivea, Arthonia epiphyscia, A. fuscopurpurea, A. glebosa, A. lapidicola, A. molendoi, Arthrorhaphis alpina, A. citrinella, Aspicilia aquatica, Bacidia bagliettoana, Bellemerea alpina, B. subsorediza, Biatora subduplex, Brigantiaea fuscolutea, Bryonora castanea, Buellia aethalea, B. papillata, Caloplaca ammiospila, C. anchonphoniceon, C. approximata, C. cerina, C. diphyodes, C. exsecuta, C. holocarpa, C. phaeocarpella, C. saxicola, C. tetraspora, C. tiroliensis, Candelariella aurella, C. vitellina, Carbonea vorticosa, Catapyrenium daedaleum, Catillaria contristans, Cetraria aculeata, C. islandica* ssp. *antarctica, Chrysothrix chlorina, Cladonia asahinaea, C. carneola, C. deformis, C. gracilis, C. merochlorophaea* ssp. *novochlorophaea, C. mitis, C. phyllophora, C. rangiferina, C. scabriuscula, C. subulata, C. sulphurina, Collema ceraniscum, C. coccophorum, Cystocoleus ebeneus, Dermatocarpon polyphyllizum, Eiglera flavida, Farnoldia dissipabilis, Frutidella caesioatra, Fuscopannaria praetermissa, Hypogymnia lugubris, Immersaria athrocarpa, Japewia tornoensis, Lecania nylanderiana, L. subfuscula, Lecanora atromarginata, L. epibryon, L. frustulosa, L. geophila, L. handelii, L. intricata, L. orosthea, L. polytropa, L. symmicta, Lecidea atrobrunnea, L. porphyrospoda, L. silacea, Lecidella elaeochroma, L. patavina, L. stigmatea, L. wulfenii, Lecidoma demissum, Lepraria borealis, L. caesioalba, L. neglecta, L. rigidula, Massalongia carnosa, Micarea turfosa, Miriquidica atrofulva, Mycobilimbia hypnorum, M. lobulata, M. sabuletorum, Ochrolechia frigida, O. parella, O. tartarea, Pannaria hookeri, Peltigera neckeri, Pertusaria coccodes, P. isidioides, P. panyrga, Phaeophyscia endococcina, Phaeorrhiza nimbosa, P. sareptana, Physcia dubia, Physconia muscigena, Placynthiella icmalea, Placynthium asperellum, Pleopsidium chlorophanum, Polyblastia gelatinosa, P. gothica, Protoparmelia badia, P. loricata, Protothelenella sphinctrinoidella, Pseudephebe minuscula, P. pubescens, Psilolechia lucida, Psoroma ciliatum, Psorotichia schaereri, Psorula rufonigra, Rhizocarpon badioatrum, R. copelandii, R. disporum, R. distinctum, R. geminatum, R. grande, R. obscuratum, R. oederi, R. polycarpon, R. superficiale, Rhizoplaca melanophthalma, Rimularia impavida, R. psephota, Rinodina archaea, R. endophragmia, R. occulta, R. olivaceobrunnea, Solorina spongiosa, Sphaerophorus globosus, Sporastatia polyspora, S. testudinea, Staurothele frustulenta, Stereocaulon alpinum, Thelidium incavatum, T. pyrenophorum, Turgidosculum complicatulum, Umbilicaria kraschenninikovii, U. nylanderiana, U. thamnodes, Usnea sphacelata, Verrucaria aethiobola, V. bulgarica, V. ceuthocarpa, V. halizoa, V. maura, V. mucosa, V. muralis, Xanthoria candelaria, X. elegans, Xylographa vitilago.*

Монография снабжена многочисленными иллюстрациями (картосхемы, рисунки спор и сумок, фотоизображения лишайников). Справочный раздел монографии содержит словарь терминов, использованных в ключах и описаниях, указатель таксонов, список литературы из 518 наименований, среди которых фигурируют публикации и наших соотечественников М. П. Андреева, Н. С. Голубковой, В. П. Савича, И. А. Шапиро. Следует отметить, что не все источники этого списка упоминаются в тексте книги, что авторами оговаривается. Фактически это известные им публикации, в которых содержатся сведения о лихенобиоте региона.

Полагаю, что далеко не полными являются приводимые в книге данные о распространении видов, отнесенных к категориям космополитных и биполярных. При характеристике этого показателя в Северном полушарии отмечается наличие их, главным образом, в Европе и Северной Америке, изредка — в Гималаях, Африке. Однако многие из них встречаются и в Азиатской части России, в Китае, Монголии, о чем авторы книги умалчивают.

Благодарности

В заключение выражаю свою глубокую признательность К. Б. Гонгальскому, благодаря усилиям которого автору рецензии была предоставлена возможность ознакомиться с интересной и полезной книгой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Eriksson O. E., Hawksworth D. L. Outline of the *Ascomycetes* // Systema *Ascomycetum*. 1998. Vol. 16. P. 83—296.

Galloway D. J. Lichen biogeography // Lichen biology / T. H. Nash (ed.). — Cambridge: Cambridge University Press. 1996. P. 199—216.

Greene S. M. Studies in Antarctic bryologie. I. A basic check list for mosses // Revue Bryologique et Lichenologique. 1968. Vol. 36. P. 132—138.

Olson D. M., Dinerstein E., Wikramanayake E. D. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth // BioScience. 2001. Vol. 51. N 11. P. 933—938.

УДК 016 : 58

© Э. Ц. Габриэлян, Г. М. Файвуш

Kit Tan, G. Iatrou. Endemic Plants of Greece. The Peloponnese. Kobenhavn. Gads Forlag. 2001. 480 p. (*Кит Тан, Г. Иатроу.* Эндемичные растения Греции. Пелопоннес. Копенгаген, Изд-во Гадс, 2001. 480 с.)

E. GABRIELYAN, G. FAYVUSH. *KIT TAN, G. IATROU.* ENDEMIC PLANTS OF GREECE. THE PELOPONNESE. KOBENHAVN. 2001

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Поступила 27.09.2002

В 2001 г. Датское издательство «Гадс» преподнесло ботаникам и любителям природы замечательный подарок — оно опубликовало 1-й том книги Kit Tan и G. Iatrou, посвященный эндемичным растениям Греции (1-й том охватывает Пелопоннесский п-ов — самую южную часть материковой части страны). Сразу хотим отметить, что эта книга будет очень интересна и полезна не только ботаникам-профессионалам, занимающимся изучением флоры и растительности Средиземноморья, но и студентам, людям, занимающимся природоохранными проблемами и вообще всем любителям природы.

Как обычно в подобных изданиях, книга начинается с предисловия, написанного доктором Ph. Smith из Эдинбурга. Далее авторы выражают свои благодарности всем, кто помогал им в создании данной книги, вспоминают выдающихся ботаников, занимавшихся исследованием как флоры Греции, так и всего Средиземноморья.

Пелопоннес является южной полуостровной частью Греции и занимает площадь 21 400 км^2. Флора полуострова включает в себя 2766 видов аборигенных и натурализовавшихся сосудистых растений, относящихся к 805 родам и 137 семействам. В книге приводятся 354 эндемичных для Греции вида (и подвида) растений, произрастающих на территории Пелопоннеса.

Основная часть книги начинается с ботанического введения, в котором п-ов Пелопоннес характеризуется географически, с точки зрения геологии и характеристики почв, приведен список и схематическая карта расположения горных вершин полуострова с указанием их высот над уровнем моря, далее достаточно подробно описывается климат полуострова, характеризуется его растительность (дается описание основных типов растительности). Довольно много внимания в этой части книги уделено истории Пелопоннеса и, особенно, использованию его ботанических ресурсов на протяжении исторического периода. Далее приведен краткий, но весьма информативный анализ флоры п-ова Пелопоннес, здесь же отдельная небольшая глава посвящена анализу эндемизма полуострова в сравнении с эндемизмом отдельных регионов Средиземноморья.

Особый интерес представляет глава, посвященная отдельным, наиболее важным с флористической точки зрения районам Пелопоннеса. Эта глава, кроме предоставления научных сведений, может служить ботаническим путеводителем по полуострову.

На вводную часть в книге отведено около 80 страниц, после которых (более 400 страниц) идет основная часть — наиболее важная, интересная и красочная. Здесь приведены сами эндемичные растения Пелопоннеса. Для каждого вида, приведенного здесь, указывается после его названия цитата первоописания и типовые образцы, приводится краткое морфологическое описание, указывается местообитание и экология, распространение на территории полуострова, в большинстве случаев приведено также хромосомное число и даны краткие комментарии о родственных связях вида. Кроме этого, здесь же приводится схематическая, но весьма подробная карта распространения вида на территории полуострова и, самое главное, замечательно выполненные Бентом Джонсеном цветные рисунки видов.

Завершается книга списком цитированной литературы и алфавитным указателем видов.

Качество издания великолепное. Цветные рисунки, выполненные на высочайшем уровне, дают представление не только о внешнем облике приведенных видов, но и о наиболее важных и характерных морфологических деталях этих растений.

В целом можно только поблагодарить авторов и их помощников за замечательную книгу и надеяться, что два следующих тома будут выполнены на таком же уровне и будут опубликованы в ближайшее время.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 3) Page

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 3) Стр.

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 3. 1—152.